



Modélisation et contrôle en dynamiques de populations. Applications en protection des plantes.

Ludovic Mailleret

► To cite this version:

Ludovic Mailleret. Modélisation et contrôle en dynamiques de populations. Applications en protection des plantes.. Automatique. Université Côte d'Azur, 2018. tel-01954099v2

HAL Id: tel-01954099

<https://inria.hal.science/tel-01954099v2>

Submitted on 13 Dec 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Mémoire pour l'Habilitation à Diriger des Recherches

ED SVS, Université Côte d'Azur, section 67

**Modélisation et contrôle en dynamiques de
populations. Applications en protection des plantes.**

Ludovic MAILLERET

Equipe M2P2, UMR ISA (INRA, UNS, CNRS)
EPC Biocore (Inria, INRA, UPMC, CNRS)

Soutenance prévue à 10h le 16 Février 2018 à Sophia Antipolis, devant le jury composé de :

Julien Arino	Professeur à l'Université du Manitoba	Examineur
Jean-Pierre Françoise	Professeur Emérite à l'Université Pierre et Marie Curie	Rapporteur
Etienne Klein	Directeur de Recherche à l'INRA	Rapporteur
Claire Lavigne	Directrice de Recherche à l'INRA	Examinatrice
Jean-Christophe Poggiale	Professeur à Aix-Marseille Université	Rapporteur
Marylène Poirié	Professeure à l'Université Nice Sophia Antipolis	Présidente

Remerciements

Je suis tout particulièrement reconnaissant à Jean-Pierre François, Etienne Klein et Jean-Christophe Poggiale pour avoir accepté de rapporter sur ce mémoire. Un grand merci aussi à Claire Lavigne, Marylène Poirié et Julien Arino pour avoir bien voulu participer au jury. Au moment où j'écris ces lignes, j'ai une pensée particulière pour David Claessen. Merci aussi à Frank Courchamp pour sa bienveillance, et à Gilles Bernot pour sa gentille lettre de recommandation qui m'a permis d'initier tout le processus.

Ce travail n'existerait pas sans Jean-Luc Gouzé et Olivier Bernard, qui m'ont hébergé dans leur équipe-projet pour mon stage de DEA puis ma thèse il y a presque 20 ans maintenant (te souviens tu de notre entretien de pré-embauche au bar en face de l'Agro Jean Luc ? et toi, Julien ?). Je suis aussi très reconnaissant à Christine Poncet, qui a cru en moi à une époque où ce n'était pas forcément facile (disons qu'il fallait de l'imagination), et m'a accueilli à bras ouverts à l'URIH après mon succès au concours (te souviens tu de notre première entrevue dans ton bureau, Christine ?).

Je tiens à saluer mes plus proches collègues pour les promenades scientifiques qu'ils veulent bien partager avec moi. D'abord merci à mon 'vieux' complice Frédéric Grognard, pour toutes nos recherches, nos enseignements et nos encadrements communs, passés et à venir. Merci à Frédéric Hamelin pour m'avoir contaminé avec l'épidémiologie végétale et la saisonnalité. Merci à Frédéric Fabre de m'avoir transmis le virus de la résistance. Merci à Elodie Vercken pour m'avoir piqué de microcosmes, à Vincent Calcagno pour savoir faire bouillir l'eau du bain juste ce qu'il faut, et à Yves Dumont, parcequ'on a quand même bien rigolé à compenser. Merci aussi à Virginie Ravigné, Suzanne Touzeau, Louise van Oudenhove, Pierre Bernhard, Alexandre Bout, Lionel Roques, Fabien Halkett, Jérôme Coville, Andrei Akhmetzhanov, et à tous ceux que j'oublie, pour tout.

Je veux aussi exprimer ma reconnaissance aux étudiants avec qui j'ai eu la chance de travailler. Aux alors doctorants, Sapna Nundloll, Mickael Texeira Alves, Magda Castel, Audrey Lebon, Elsa Rousseau, Thibaut Morel Journel, Bapan Ghosh et Nicolas Bajoux. A ceux qui le sont encore (mais plus pour longtemps !), Marjorie Haond, Victor Burte, Samuel Nilusmas et Flora Aubree, ainsi qu'à tous les stagiaires qui sont venus travailler avec nous au cours de ces années : Jia, Adrien, Elodie, Aurore, Perside, Pierre, Thomas, Louise, Anne, Camille, Claire, Mathilde, Mélanie, Rozenn, Elie, Selma, Olivier et Julien.

Enfin, merci à Valérie. Que de chemins nous avons parcourus depuis ce printemps-été 2000, et c'est toujours toi ma dernière relectrice (entre autres !). Merci pour cette belle aventure à deux (enfin, un peu plus, maintenant...).

Table des matières

Introduction	5
Les modèles hybrides pour les sciences de la vie	7
Les systèmes dynamiques hybrides	7
Un formalisme général	8
Les modèles semi-discrets	9
Modélisation des introductions d'organismes dans l'environnement	11
La lutte biologique par augmentation	12
La densité dépendance négative et la lutte biologique par augmentation	16
La densité dépendance positive et les stratégies d'introduction d'organismes	21
Structuration de l'espace et lutte biologique par augmentation	26
Intermède : Introductions d'organismes en mésocosmes expérimentaux	31
Dispositif expérimental, modèle(s)	31
Structure de l'environnement d'introduction et succès d'établissement d'une population	33
Richesse de l'environnement et vitesse de propagation des populations	38
Dynamique des populations en environnement saisonnier	41
Epidémiologie et évolution des pathogènes de plantes	41
Déploiement de plantes résistantes pour lutter contre les parasites et les maladies des plantes	48
Stratégies d'histoire de vie et dynamiques consommateurs-ressources	55
Interactions complexes dans les systèmes consommateurs-ressources	61
Qualité de l'habitat et exploitation optimale de ressources agrégées	61
Interactions indirectes et prédation partagée	64
La compensation des plantes et les dynamiques plantes-herbivores	67
Projets actuels et perspectives	71
Dynamiques spatio-temporelles des populations	71
Epidémiologie des parasites des plantes	76
Conclusion	79
Bibliographie	81
Curriculum vitae étendu	94

Introduction

On our own, we are marshmallows and dried spaghetti, but together we can become something bigger.

attribué à C.B. Cook par goodreads.com

Mes recherches mobilisent et développent des concepts et outils de la modélisation, des biomathématiques et de l'écologie théorique pour étudier des problématiques relevant des sciences de la vie. Mes travaux se déclinent autour de questions liées à la santé des plantes et la protection des cultures, et par extension en écologie des systèmes terrestres cultivés ou naturels. Ma démarche s'inscrit dans une longue tradition d'échanges entre sciences de la vie et sciences mathématiques, où les deux domaines s'enrichissent mutuellement, la biologie posant des questions ambitieuses nécessitant de nouveaux développements théoriques, et les mathématiques apportant des éclairages nouveaux ou des pistes de compréhension des phénomènes naturels (Bacaër, 2011).

Sur le plan biologique, je m'intéresse spécialement aux interactions plantes - ravageurs, plantes - maladies, ravageurs - ennemis naturels, et à leurs conséquences sur la santé des cultures, les dynamiques des populations et l'évolution des premier, deuxième et troisième étages trophiques. En parallèle, je cherche à formuler des recommandations visant à améliorer l'efficacité des méthodes de protection des plantes et de contrôle des bioagresseurs. Ces travaux concernent par exemple l'optimisation du déploiement, dans le temps et dans l'espace, de plantes résistantes aux maladies ou le déploiement d'ennemis naturels des ravageurs dans le cadre de la lutte biologique.

Ingénieur automaticien de formation, c'est la démarche méthodologique qui structure mon parcours : il s'organise autour d'une colonne vertébrale formée par les systèmes dynamiques dits "hybrides" qui, s'ils ne sont pas à proprement parler nouveaux, ont fait l'objet d'un regain d'intérêt ces dernières années (Goebel *et al.*, 2009), notamment dans la modélisation pour les sciences de la vie (Aihara et Suzuki, 2010; Stéphanou et Volpert, 2016). Je me suis notamment intéressé aux modèles "semi-discrets" ou "impulsionnels" (Haddad *et al.*, 2006; Mailleret et Lemesle, 2009) : ces modèles sont caractérisés par des dynamiques continues la plupart du temps, mais subissent à certains instants des perturbations brutales, "discrètes" en temps. Bien que cela ait évolué ces dernières années vers une prise en compte plus explicite des aspects liés à l'espace, ma spécialité première se situe donc dans l'étude des dynamiques temporelles des populations.

J'ai commencé à utiliser les modèles semi-discrets pour traiter d'une application bien spécifique en protection des cultures. Il s'agissait de chercher à optimiser les introductions d'ennemis naturels de ravageurs dans le cadre de la lutte biologique par augmentation (cf. page 12). Ce sujet a constitué ma thématique principale de recherche dans les années qui ont suivi mon recrutement à l'INRA, et il continue d'occuper une part non négligeable de mon temps. Il m'a aussi amené plus récemment à m'intéresser à la question connexe des déterminants de l'établissement de populations introduites. Le cadre des modèles semi-discret m'a aussi permis de mieux comprendre l'influence de la saisonnalité des environnements sur les écosystèmes qu'ils abritent.

Sur le plan insitutionnel, je suis Chargé de Recherche à l'INRA depuis mi-2005. Depuis 2015, je suis responsable de l'équipe M2P2 (Modèles et Méthodes pour la Protection des plantes) au sein de l'UMR ISA (Institut Sophia Agrobiotech, INRA, CNRS, Université Nice Sophia Antipolis) ; l'équipe comprend vingt et un personnels permanents INRA, dont six chercheurs. Je suis aussi membre permanent de l'équipe Inria-INRA-UPMC-CNRS Biocore (Biological Control of Artificial Ecosystems) depuis 2011.

Le format que je choisis pour ce document vise à reprendre et mettre en perspective les résultats que j'ai obtenus, les liens logiques qui les unissent et la stratégie globale de recherche que j'ai mise en œuvre. Il ne s'agit pas d'un traité de démonstrations ou d'un recueil de théorèmes, mais plutôt d'une retranscription de ce que la démarche théorique entreprise nous aura appris sur les systèmes biologiques considérés. Cette notice s'organise ainsi : je commencerai par un bref rappel introductif sur les modèles à base de systèmes dynamiques hybrides, formalisme de modélisation qui constitue une bonne partie du coeur méthodologique de mes travaux. Je détaillerai ensuite

plus précisément certaines de mes recherches, en orientant alors la présentation sous l'angle de la question biologique, qu'elle soit écologique ou agronomique. Je traiterai d'abord de stratégies de déploiement d'agents de lutte biologique dans les cultures, et je montrerai comment ce thème m'a amené à élargir mon questionnement à des thématiques prenant en compte l'aspect spatial autour de la biologie de l'introduction. Ensuite, je développerai plusieurs thèmes autour des dynamiques de populations en environnement saisonnier, m'intéressant particulièrement aux épidémies des pathogènes de plantes sous des angles écologiques et évolutifs. Ces recherches ont des visées aussi bien théoriques, pour comprendre comment évoluent les systèmes reproductifs chez les pathogènes, qu'appliquées, en déterminant les meilleures stratégies d'utilisation de plantes résistantes. Enfin, je présenterai plusieurs résultats plus fondamentaux sur les interactions complexes dans les systèmes écologiques de type consommateur-ressource. Un bref point sur mes projets en cours et quelques perspectives concluront ce document.

Tout au long de ce texte, j'emploierai parfois le "je" qui peut sembler de rigueur dans le processus d'habilitation à diriger les recherches. Que le lecteur ne soit pas dupe : ce sont avant tout les collaborations que j'entretiens avec mes collègues et amis, les interactions avec les étudiants que nous co-encadrons, les projets que nous avons montés ensemble, qui me permettent aujourd'hui de présenter ce dossier ; je les en remercie ici.

Les modèles hybrides pour les sciences de la vie

[...] lion par devant, dragon par l'arrière, et chèvre par le milieu du corps. Et elle soufflait des flammes violentes.

L'Illiade, livre VI, Homère.

Les systèmes dynamiques hybrides

L'encyclopédie Wikipedia (2016) (version anglaise) fournit une définition large et que je trouve assez parlante des systèmes dynamiques hybrides. Elle les décrit comme des systèmes dynamiques qui produisent des comportements qui ont des qualités à la fois continues et discrètes en temps. En d'autres termes ce sont des systèmes caractérisés par des flots (produits par des équations différentielles) combinés à des sauts (décrits par des équations discrètes ou des graphes de décision). L'exemple le plus emblématique est peut être celui de la balle qui rebondit au sol : entre deux impacts les variables d'états décrivant le mouvement de la balle obéissent à l'équation fondamentale de la dynamique (dynamique de flot), mais à chaque fois que l'élévation de la balle est nulle (qu'elle touche le sol), sa vitesse subit un brusque changement (dynamique de saut).

Les systèmes physiques ou biologiques présentant des caractéristiques intrinsèquement hybrides sont largement répandus que ce soit dans la nature ou les objets technologiques. En filant l'exemple précédent, tout système mécanique où des collisions se produisent a des caractéristiques hybrides. Un circuit électrique actionné par un ou plusieurs commutateur a plusieurs modes de fonctionnement selon le positionnement de ces commutateurs. Il s'agit aussi d'une caractéristique hybride, mais elle est différente de celle de la balle : ce sont les dynamiques continues elles mêmes qui sont dictées par des équations différentes selon le positionnement des commutateurs et ce sont donc les dynamiques, et non les variables d'état, qui changent lors d'un "saut". Ce changement, ce saut, peut-être dû à une cause externe, (un individu actionne un interrupteur en entrant dans une pièce), mais aussi conséquence directe des dynamiques internes du système. Un bon exemple est fourni par un système de régulation de la température basé sur un thermostat tout-ou-rien. La température augmente ou diminue selon que le radiateur est allumé ou éteint et la transition entre ces deux modes de dynamique est opérée par l'intermédiaire du thermostat qui détermine en fonction de l'état du système (la température) le mode de fonctionnement adéquat. La plupart du temps, le mode "radiateur allumé" doit conduire la température à augmenter jusqu'à un seuil commandant pour le passage en mode éteint, et ainsi de suite. La plupart des systèmes technologiques de nos jours intègrent de telles composantes à la fois numériques (discrètes : ici le thermostat) et analogiques (continues : dans l'exemple la réponse de la température au mode de fonctionnement du radiateur).

Si le monde physique et technologique regorge de systèmes aux caractéristiques hybrides (Goebel *et al.*, 2009), la biologie, la médecine et plus largement les sciences de la vie ne sont pas en reste. Ces 20 dernières années ont en fait vu une véritable explosion de l'utilisation de systèmes dynamiques hybrides (Haddad *et al.*, 2006), notamment dans les sciences de la vie (Mailleret et Lemesle, 2009; Aihara et Suzuki, 2010; Stéphanou et Volpert, 2016). Par exemple, les dynamiques des réseaux de régulation métaboliques et génétiques sont souvent bien décrits par des formalismes hybrides de type tout-ou-rien ou la production ou la répression de la production d'une protéine est conditionnée par le niveau d'une autre protéine (De Jong *et al.*, 2004). La transmission des impulsions électriques dans les neurones est aussi conditionnée à des franchissements de seuils par des potentiels électriques, impliquant des caractéristiques hybrides (Ermentrout, 1996). Dans le traitement du cancer, l'administration de chimiothérapies ou les traitements à base de radiothérapie, sont aussi modélisés à l'aide de systèmes dynamiques hybrides (Panetta, 1996; Lakmeche et Arino, 2001; D'Onofrio et Gandolfi, 2004).

A ma connaissance, cependant, les premiers modèles hybrides utilisés dans les sciences de la vie l'ont été en dynamique des populations (et ne se revendiquaient d'ailleurs pas "hybrides" à

l'époque). Dans *Biologie Mathématique*, Kostitzin (1937) propose ainsi un modèle où une population n'est soumise au déclenchement d'une épidémie que si sa taille est suffisante (le lien avec le taux de reproduction de base R_0 n'est pas explicite, mais le résultat est classique). Quand la taille est suffisante, l'épidémie se déclenche et les paramètres démographiques du modèle sont modifiés, tendant à faire repasser la population sous le seuil de déclenchement de l'épidémie, où les paramètres retrouvent leur valeur initiale. Les cycles s'en suivent et conduisent à l'apparition de dynamiques périodiques dans le niveau de la population, oscillations intrinsèques à la population étudiée. Kostitzin (1937) se sert de cet exemple pour railler certains de ses contemporains expliquant les fluctuations des populations animales par l'influence des tâches solaires. Ce type de modèle dans lequel les dynamiques continues suivies sont différentes selon la valeur de l'état sont appelés "systèmes dynamiques réguliers par morceaux". Ils ont été particulièrement utilisés pour décrire les réseaux métaboliques et génétiques (De Jong *et al.*, 2004), mais aussi pour décrire les changements de comportement des individus en fonction de l'état (e.g. niveau de ressource) dans des modèles de populations en interaction (Krivan, 1996). J'ai moi-même travaillé sur un modèle de ce type sur lequel je reviendrai page 48.

Un peu plus loin dans cet ouvrage, Kostitzin (1937), propose un modèle de populations d'insectes à métamorphoses complètes passant successivement par les stades oeufs, larves, nymphes et imago. Chaque stade suit une dynamique spécifique, et la transition d'une dynamique à l'autre se fait en fonction de la durée spécifique du stade de développement. Une version simplifiée de ce modèle sera redécouverte par Beverton et Holt (1957). Une propriété commune de ces deux modèles est leur simplicité qui permet de calculer explicitement leurs trajectoires et de résumer le modèle hybride en une seule équation récurrente ; une fois cette simplification opérée, le modèle devient l'analogue en temps discret de l'équation logistique pour les modèles en temps continu.

Ce type de modèles qui suit des dynamiques continues la plupart du temps, mais qui expérimentent des changements brutaux dans leurs variables d'état à certain moments (*cf.* Figure 1) sont des modèles semi-discrets ou impulsionnels (Ghosh et Pugliese, 2004; Singh et Nisbet, 2007; Pachepsky *et al.*, 2008; Mailleret et Lemesle, 2009). Pour traiter de problématiques appliquées bien particulières ayant trait à la saisonnalité dans les systèmes agricoles ou au mode de déploiement des ennemis naturels en lutte biologique, j'ai assez largement utilisé ce formalisme ; j'y reviens plus en détail page 9 et pour les études particulières sur la lutte biologique page 11 et suivantes, ou page 41 et suivantes concernant les dynamiques de populations en environnement saisonnier.

Un formalisme général

Comme cela a pu apparaître en filigrane le qualificatif "hybride" est très large. Une conséquence directe est que les systèmes dynamiques hybrides sont très divers et qu'il est difficile d'en proposer un formalisme totalement général (Goebel *et al.*, 2009; Aihara et Suzuki, 2010). Sur la base de ce que propose (Goebel *et al.*, 2009), une classe assez générale de systèmes dynamiques hybrides, peut s'écrire sous la forme suivante :

$$\dot{x} = F_i(x(t), u(t), t) \text{ quand } (x(t), u(t), t) \in C_i, \quad (1)$$

$$x(t^+) = G_j(x(t), u(t), t) \text{ quand } (x(t), u(t), t) \in D_j, \quad (2)$$

où $x(t) \in \mathbb{R}^n$ représente l'état au temps t , \dot{x} sa dérivée par rapport au temps (au temps t), $x(t^+)$ la valeur de l'état juste après le temps t et $u(t) \in \mathbb{R}^m$ l'entrée (au temps t). L'équation (1) avec $F_i(\cdot) \in \{F_1(\cdot), \dots, F_k(\cdot)\}$ représente l'ensemble des dynamiques de flot (continues) du système hybride : lorsque $(x(t), u(t), t) \in C_i$, le système suit la dynamique continue $\dot{x} = F_i(x, u, t)$. De même, l'équation (2) avec $G_j(\cdot) \in \{G_1(\cdot), \dots, G_l(\cdot)\}$ représente l'ensemble des dynamiques de saut du système : lorsque $(x(t), u(t), t) \in D_j$, l'état du système effectue au temps t le saut $x(t^+) = G_j(x(t), u(t))$. La forme (1-2) impose un certain nombre de contraintes, notamment pour savoir si le modèle est bien posé, possède des solutions, ou si elles sont uniques (Goebel *et al.*, 2009). Une contrainte importante concerne par exemple le caractère disjoint de l'intérieur des ensembles C_i (respectivement D_j) et le fait que l'union des C_i recouvre l'espace d'état du système et le domaine dans lequel les entrées ont leurs valeurs.

Le cadre méthodologique (1-2) n'est pas totalement général (Goebel *et al.*, 2009), mais il couvre au moins l'ensemble des types de systèmes dynamiques hybrides que j'aborderai dans ce document. Ainsi, les plus simples des modèles semi-discrets, caractérisés par une dynamique autonome continue perturbée à des instants τ_k par un saut des variables d'état dépendant de l'état (Figure 1), *i.e.* des équations différentielles impulsionnelles au sens strict, peuvent s'écrire sous la forme :

$$\begin{aligned} \dot{x} &= F(x(t)), \text{ quand } t \neq \tau_k. \\ x(t^+) &= G(x(t)) \text{ quand } t = \tau_k. \end{aligned} \quad (3)$$

De même, les systèmes dynamiques réguliers par morceaux (autonomes) peuvent s'écrire :

$$\dot{x} = F_i(x(t)) \text{ quand } x \in C_i. \quad (4)$$

Ce cadre de travail permet une certaine uniformisation de la présentation des outils mathématiques que j'ai utilisés dans les travaux conduits ces dernières années. Néanmoins, comme le notent Goebel *et al.* (2009), la généralité du formalisme (1-2) n'est pas toujours nécessaire, et les cas pratiques peuvent le plus souvent se contenter d'une mise en équation classique.

Les modèles semi-discrets

Les systèmes dynamiques de type (3), comprenant une dynamique continue perturbée par des sauts dans l'état à certains instants discrets dans le temps sont appelées, des systèmes dynamiques impulsionnels (Haddad *et al.*, 2006). Les instants de saut τ_k peuvent être prédéterminés, comme répondant à une horloge, ou dépendre d'une condition qui doit être remplie par l'état du système (Lakshmikantham *et al.*, 1989; Bainov et Simeonov, 1989). Dans ce dernier cas on parle de modèles d'impact (Brogliato, 1999; Maggi et Rinaldi, 2006), alors que dans le premier cas on parle de modèles semi-discrets (Ghosh et Pugliese, 2004; Singh et Nisbet, 2007; Pachepsky *et al.*, 2008).

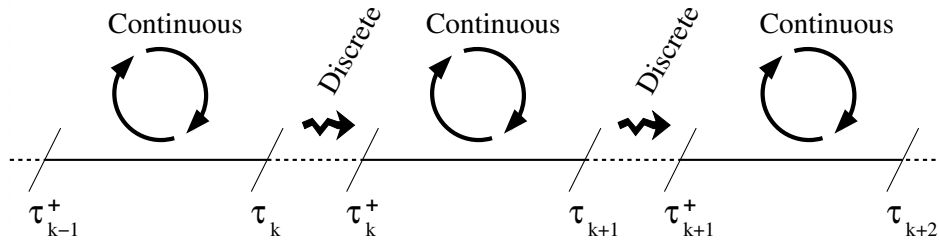


Figure 1 – Illustration graphique des dynamiques d'un modèle semi-discret. L'axe horizontal représente le temps ; quand $t \in (\tau_k; \tau_{k+1})$ les dynamiques sont continues ; elles expérimentent des changements abrupts aux instants fixés $t = \tau_k$. Tiré de (Mailleret et Lemesle, 2009).

Dans (Mailleret et Lemesle, 2009), Valérie Lemesle¹ et moi donnions alors précisément la définition rappelée plus haut d'un système dynamique semi-discret. Avec le recul, on peut penser à élargir un peu cette définition en prenant en compte le fait que la dynamique continue elle-même peut changer au lieu de se répéter entre deux sauts de l'état. Cela éloigne un peu de la classe des équations différentielles impulsionnelles, mais fait sens du point de vue des questions appliquées. C'est le cas par exemple du modèle de développement d'un insecte proposé par Kostitzin (1937) et décrit plus haut. On peut aussi penser à des modèles de parasites de plantes face à des stratégies de rotation des cultures : les sauts représentent l'influence des récoltes d'une culture et, dans le cas où les cultures successives sont de natures différentes, les dynamiques du parasite au sein d'une culture le seraient aussi (on verra un exemple de ce cas plus loin sur le déploiement de plantes résistantes, *cf.* page 48). Cette classe, élargie, de modèles semi-discrets correspond au

1. Alors à l'UMPA à l'ENS Lyon, puis au CIRAD Montpellier, aujourd'hui enseignante au Collège Carnot à Grasse, et ma compagne dans la vie...

formalisme suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= F_k(x(t)), \text{ quand } t \in (\tau_k, \tau_{k+1}), \\ x(t^+) &= G_k(x(t), t) \text{ quand } t = \tau_k.\end{aligned}\tag{5}$$

Les modèles semi-discrets ont été amplement utilisés dans les sciences de la vie. Les travaux fondateurs s'étalent tout au long du XXe siècle, avec une accélération certaine dans sa dernière décennie et au début du XXIe siècle. On citera les modèles proposés par (Kostitzin, 1937) et Beverton et Holt (1957) pour décrire des populations d'insectes ou de poissons à générations non-chevauchantes, ceux proposés par Levins et Wilson (1980) ou Shaw (1994) pour décrire un système plante-herbivore ou des épidémies de pathogènes de plantes dans un contexte agronomique saisonnier, les travaux d'Agur *et al.* (1993) sur les stratégies de vaccination impulsives pour lutter contre la rougeole, ou les modèles proposés par Panetta (1996) pour représenter les dynamiques de tumeurs sous traitements par chimiothérapie. En biologie des populations et écologie, ces types de systèmes dynamiques ont été utilisés pour décrire l'influence des actions de récolte des cultures sur les dynamiques des populations qui leur sont associées (Ives *et al.*, 2000), ou ont servi à étudier les stratégies optimales d'exploitation de ressources renouvelables comme les forêts ou des stocks de poissons (Zhang et Wang, 2003). Cette classe de modèles a aussi été utilisée pour étudier les stratégies de gestion des ravageurs agricoles basées sur l'épandage répété de pesticides (Lu *et al.*, 2003) et/ou l'introduction de leurs prédateurs naturels (Liu *et al.*, 2005a; Zhang *et al.*, 2007).

Un panorama plus complet de l'utilisation des modèles semi-discrets dans les sciences de la vie pourra être consulté dans un article de review dont nous avons conduit la rédaction il y a quelques années (Mailleret et Lemesle, 2009).

Publication associée :

- Mailleret, L. and Lemesle, V. A note on semi-discrete modelling in the life sciences. *Philosophical Transactions of the Royal Society A*, Vol 367, pp. 4779-4799, 2009.

Modélisation des introductions d'organismes dans l'environnement

[...] all models are wrong ; the practical question is how wrong do they have to be to not be useful.

Georges E.P. Box

Que ce soit dans l'objectif de lutter contre une espèce nuisible en introduisant ses ennemis naturels contre elle, ou inversement pour mieux comprendre comment les espèces envahissantes arrivent à coloniser de nouveaux environnements, la question de l'influence du mode d'introduction des organismes dans l'environnement sur le succès de la régulation ou de l'établissement est centrale. Cette question se décline naturellement sous plusieurs aspects temporels et spatiaux ; c'est plus particulièrement l'aspect temporel qui sera décrit ici, avec une ouverture en fin de section sur les aspects spatio-temporels.

Du point de vue théorique, l'introduction d'individus dans un milieu s'apparente à une dynamique de population forcée par une composante externe qui représente l'immigration, qu'elle soit naturelle ou d'origine anthropique, des organismes introduits. En notant z la taille de la population d'intérêt dans le milieu d'introduction, un modèle simple en environnement homogène peut s'écrire :

$$\dot{z} = f(z) + \mu, \quad (6)$$

avec $f(z)$ la dynamique intrinsèque de croissance de la population et μ le nombre d'individus introduits par unité de temps. Du point de vue probabiliste, la partie "introduction" de cette équation correspond à l'équation différentielle que suit l'espérance du nombre d'événements dans un processus de Poisson d'intensité μ .

Cette modélisation d'une introduction continue dans le temps des individus est la plus naturelle pour le modélisateur en ce qu'elle agit au même titre que la croissance de la population sur la vitesse de variation de la taille de la population, et qu'elle ne complique pas l'analyse mathématique du modèle. C'est aussi le modèle 'nul', celui qui suppose une répartition homogène dans le temps de l'immigration. Cette approche a été très largement utilisée par différents auteurs pour modéliser l'immigration ou l'introduction volontaire d'individus dans une population. C'est par exemple le cas de Kostitzin (1937) dès les premières pages de *Biologie Mathématique*, ou de Kermack et McKendrick (1932) dans le deuxième article de leur série fondatrice sur la modélisation des épidémies. Il s'agit aussi de la première équation du livre de référence *Mathematical Biology* de Murray (2002), ou de celui de Thieme (2003), *Mathematics in Population Biology*. Dans un contexte de lutte biologique, Goh (1980) utilise cette même formulation pour décrire des introductions de prédateurs pour lutter contre des ravageurs de cultures.

Si elle a le mérite de la simplicité, cette modélisation de l'introduction d'individus néglige le caractère souvent ponctuel dans le temps des introductions. En biologie de l'invasion, il est largement reconnu que les événements qui conduisent à l'invasion d'un milieu sont les conséquences de l'arrivée, le cas échéant répétée au cours du temps, de propagules à des moments précis dans le temps (Simberloff, 2009). Il en va de même en biologie de la conservation, lors de la réintroduction d'espèces, ou dans les opérations de lutte biologique, où les introductions délibérées d'individus sont des processus discrets en temps. Ainsi, au moment d'une introduction, les populations sont brutalement perturbées par une augmentation de leur taille correspondant au nombre d'individus introduits. En usant d'une métaphore constante et continue pour décrire les introductions, on néglige ainsi totalement le caractère discret en temps du processus, ce qui empêche d'analyser son interaction potentielle avec les dynamiques des populations.

L'idée de modéliser explicitement les introductions en utilisant un modèle semi-discret combinant la description des dynamiques de populations en temps continu, forcé par un processus d'introduction en temps discret remonte, à ma connaissance, à Liu et Chen (2003) avant d'avoir été reprise dans de très nombreuses contributions. En adaptant leur approche, proposée pour un modèle proie-prédateur, à un système ne comprenant qu'une espèce, on obtient la proposition

suivante :

$$\begin{aligned}\dot{z} &= f(z), \text{ quand } t \in (kT, (k+1)T), \\ z(t^+) &= z(t) + P, \text{ quand } t = kT,\end{aligned}\tag{7}$$

qui modélise ainsi la dynamique d'une population soumise à l'introduction périodique de P individus tous les T unités de temps. Cette formulation permet de prendre en compte les deux principales composantes de l'immigration via une formulation explicite de la pression de propagules, déterminée par deux caractéristiques : la taille des propagules (P) combinée à leur nombre, approché ici par la fréquence d'introduction $1/T$. Néanmoins, ce formalisme ne permet pas de comparer simplement différentes stratégies d'introduction d'une manière objective. Il est en effet assez attendu que les introductions soient plus efficaces si elles sont de plus grandes tailles (P augmente, T constant) ou plus fréquentes (P constant, T augmente) puisque ces deux variations ont pour effet d'augmenter l'effort d'introduction global.

En 2006, Frédéric Grognaud, chercheur à l'Inria, et moi avons initié une collaboration étroite qui dure depuis lors. Nous sommes repartis du formalisme initial continu pour le replacer dans un formalisme semi-discret de type (7) (Mailleret et Grognaud, 2006). En l'adaptant au contexte d'une seule population, nous proposons le modèle suivant :

$$\begin{aligned}\dot{z} &= f(z), \text{ quand } t \in (kT, (k+1)T), \\ z(t^+) &= z(t) + \mu T, \text{ quand } t = kT,\end{aligned}\tag{8}$$

où μ représente comme dans (6) le nombre d'individus introduit par unité de temps et T , comme dans (7), la période de temps entre deux introductions. D'un point de vue plus probabiliste, la seconde équation de ce système dynamique correspond à l'espérance du nombre d'événements survenus dans un processus de Poisson d'intensité μ au bout d'un temps T , l'occurrence de ces événements étant agrégée dans le temps en $t = kT$.

Avec ce formalisme, il est possible d'étudier indépendamment l'influence de l'effort d'introduction via μ et de la fréquence d'introduction via T . En particulier, garder μ constant et varier T permet de comparer, à effort d'introduction constant, l'effet de différentes stratégies d'introductions dans un continuum allant des petites introductions fréquentes aux larges introductions rares, une problématique SLOSS (Single Large or Several Small) temporelle, ressemblant à la problématique SLOSS spatiale en biologie de la conservation (Diamond, 1975). De plus, dans la limite où T tend vers 0, le modèle (8) se réduit au modèle (6), ce qui permet d'effectuer une comparaison objective entre approches continue et semi-discrete.

La lutte biologique par augmentation

Une part importante des recherches que j'ai conduites depuis mon recrutement à l'INRA a visé à étudier comment les stratégies d'introduction d'organismes interagissent avec la démographie des populations dans le cadre de la lutte biologique par augmentation. Par ricochet, le but était de fournir des recommandations sur l'optimisation de l'efficacité de ces méthodes de lutte.

La lutte biologique vise à combattre une population d'organismes nuisibles en utilisant d'autres organismes qui sont leurs ennemis naturels (DeBach, 1964). Dans le contexte agronomique, les nuisibles sont typiquement des arthropodes ravageurs, des pathogènes des plantes ou des mauvaises herbes, et leurs ennemis d'autres arthropodes (prédateurs, parasitoïdes ou herbivores) ou des pathogènes (d'arthropodes ou de plantes, selon le nuisible ciblé). Trois grands types de lutte biologique sont reconnus (avec d'innombrables variations et subtilités entre eux) :

- la lutte biologique classique (ou par importation) consiste en l'introduction d'un ennemi naturel issu de la zone endémique du nuisible en vue d'obtenir un équilibre naturel satisfaisant,
- la lutte biologique par conservation vise à améliorer l'environnement afin de renforcer les populations d'ennemis naturels indigènes et ainsi accroître la régulation des nuisibles,
- la lutte biologique par augmentation est basée sur l'élevage et l'introduction répétée dans le temps d'ennemis naturels pour réprimer les populations de ravageurs.

En se concentrant sur le contrôle d'une population de proies (nuisibles) par leurs prédateurs (ennemis naturels) en lutte biologique par augmentation ; un modèle générique s'écrit (Mailleret et

Grognard, 2006, 2009) :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x) - g(x)y, \\ \dot{y} &= h(x)y - my, \\ y(t^+) &= y(t) + \mu T \text{ quand } t = kT.\end{aligned}\tag{9}$$

Dans ce modèle, x et y représentent respectivement la taille des populations de proies et de prédateurs au temps t . Les deux premières équations sont une généralisation des modèles de dynamique de population proies-prédateurs, qui trouvent leur origine dans les équations de Lotka-Volterra (Lotka, 1925; Volterra, 1926). Par souci de généralité, les différentes fonctions biologiques considérées ne sont pas déterminées par des formes analytiques précises mais obéissent à des hypothèses qualitatives; cela permet de considérer simultanément toute une famille de modèles et non un modèle bien particulier. Ainsi, la fonction de croissance des proies $f(\cdot)$ n'est elle supposée que nulle pour $x = 0$, ce qui englobe par exemple les modèles de croissance linéaire, logistique (Verhulst, 1838) ou présentant des effets Allee forts ou faibles (Courchamp *et al.*, 2008). La réponse fonctionnelle des prédateurs $g(\cdot)$ est supposée ne dépendre que de la population de proies x , être nulle et croissante en 0, et strictement positive; par exemple les réponses fonctionnelles de type I (linéaire), II ou IV répondent à ces hypothèses, mais pas celle de type III, dont la dérivée est nulle en 0 (Holling, 1961). Les hypothèses sont les mêmes sur la réponse numérique des prédateurs, qui peut être proportionnelle à la réponse fonctionnelle (ce qui est souvent supposé, sans réel argument définitif) sans que cela soit nécessaire. Seule concession aux calculs, la mortalité des prédateurs est supposée linéaire avec un taux de mortalité constant m . La troisième équation de (9) modélise des introductions périodiques de prédateurs tous les T unités de temps, selon le formalisme (8) présenté plus haut.

Dans (Mailleret et Grognard, 2006) et (Mailleret et Grognard, 2009), nous avons étudié sous quelles conditions le modèle (9) présentait une solution stationnaire correspondant à l'éradication des nuisibles qui soit stable. En particulier nous avons cherché à isoler les caractéristiques des programmes de lutte biologique, en termes d'effort d'introduction μ et de stratégie d'introduction T , permettant de garantir la stabilité, locale ou globale, de cette solution stationnaire.

L'analyse mathématique se base sur l'identification de la solution periodique stationnaire et de l'étude de l'application de premier retour afin de déterminer sur la base du spectre de son linéarisé (en local) ou de l'étude d'équations encadrant les dynamiques (en global) dans quelle mesure elle dilate ou contracte la distance à la solution stationnaire au cours du temps. Ces études permettent de déterminer que les conditions de stabilité s'écrivent, pour la stabilité asymptotique locale :

$$\mu > m \frac{f'(0)}{g'(0)},$$

et pour la stabilité asymptotique globale :

$$\mu > m \sup_{x \geq 0} \left(\frac{f(x)}{g(x)} \right).$$

En d'autres termes le nombre d'individus introduits par unité de temps doit être suffisamment important, et d'autant plus important que le ratio croissance des proies sur consommation per capita des prédateurs est grand ou que la mortalité des prédateurs est grande. La condition de stabilité globale est, dans le cas général, plus difficile à remplir que la condition de stabilité locale, mais elles sont qualitativement similaires. Qui plus est, dans certains cas paramétriques ou pour certaines formes de fonction $f(\cdot)$ et $g(\cdot)$, les deux conditions se rejoignent (Nundloll *et al.*, 2010b). De manière notable, la condition d'éradication des nuisibles ne dépend pas de la stratégie d'introduction choisie, déterminée par la période T , seul le nombre d'individus introduits par unité de temps est ici important. Cette propriété n'était pas attendue a priori : les modèles de type (9) étant forcés périodiquement ils sont non-autonomes² et les dynamiques produites pour des périodes d'introduction T variées sont très différentes.

Si la stratégie n'influe pas sur les conditions de stabilité de la solution sans nuisibles, il restait possible qu'elle agisse sur la dynamique de convergence vers cette solution. Nous avons ainsi pu

2. C'est à dire que les dynamiques sont forcées par le temps et ne sont pas seulement déterminées par les variables d'état du système.

montrer que dans un voisinage de la solution sans nuisibles, il existait une période inter-lâcher T_{min} telle que pour toute stratégie vérifiant $T \leq T_{min}$, la population de ravageurs était tout le temps décroissante. Nous nous sommes aussi intéressés à quantifier la vitesse de suppression des ravageurs. Nous avons pu montrer que le taux de convergence moyen au cours du temps³ vers la solution sans ravageurs était, tout comme les conditions de stabilité, indépendantes de la période d'introduction T .

Nous nous sommes ensuite plus précisément concentrés sur le temps nécessaire pour qu'une population de nuisibles envahissant à un instant t_0 quelconque repasse sous un seuil de nuisibilité donné. Le modèle semi-discret (9) étant non-autonome, ce temps varie en fonction de l'instant d'invasion par les nuisibles t_0 . Nous avons donc considéré le problème pour le pire des cas, c'est à dire cherché à minimiser le temps de retour sous le seuil de nuisibilité pour la pire des conditions initiales. Nous avons pu montrer qu'il existait une infinité dénombrable de stratégies d'introduction, fractions successives T_1/n d'une même quantité T_1 , déterminée par les valeurs des paramètres du modèle et la taille de la population initiale de nuisible, qui minimisait ce pire des cas du temps de retour sous le seuil. Il existe donc des périodes petites et des périodes plus grandes qui permettent de minimiser le même critère et donc pas de recommandation claire sur la stratégie d'introduction à apporter. Les périodes optimales T_1/n étant précisément définies par les paramètres du modèle et la condition initiale, qui sont typiquement mal ou pas connus, voire variables d'une situation à une autre. Nous avons donc cherché à déterminer quelles stratégies seraient robustes à ces incertitudes, c'est à dire quelles stratégies seraient à même de limiter les déviations positives du minimum du temps requis pour que la population nuisible repasse sous un seuil de nuisibilité pour le pire instant d'invasion t_0 .

Nous avons pu résoudre ce problème d'optimisation de manière analytique en utilisant des encadrements et raisonnant sur des inéquations différentielles : les stratégies les plus robustes sont celles correspondant aux T faibles. Par ailleurs plus T est petit plus la stratégie est robuste, *i.e.* moins le temps de retour sous le seuil s'écarte du minimum du pire des cas obtenus par les stratégies optimales de période T_1/n . Ces résultats peuvent être numériquement illustrés sur un exemple par une méthode de Monte-Carlo. Nous avons fixé les paramètres démographiques du modèle ainsi qu'un taux d'introduction vérifiant les conditions de stabilité. Nous avons tiré au hasard (i) une stratégie d'introduction T , (ii) une taille initiale de population de nuisibles et (iii) un instant d'invasion par ces nuisibles. Par simulation du système dynamique hybride, nous avons calculé le temps nécessaire pour que la population de nuisibles revienne sous un seuil de nuisibilité fixé, ce qui nous a permis de calculer son écart avec le minimum des pires temps de retour sous le seuil. Nous avons répété cette procédure un grand nombre de fois pour aboutir à la Figure 2. Chacun des points représente une de ces simulations et rapporte l'écart au minimum du pire des temps de retour sous le seuil. Dans certains cas le temps de retour est moins bon que le minimum du pire des cas, dans d'autres il est meilleur⁴. Globalement, à nombre d'individus introduits par unité de temps constant, les introductions rares de quantités importantes d'ennemis naturels produisent des résultats beaucoup plus variables que les introductions fréquentes de quantités plus faibles. Choisir ce dernier type de stratégies garantit des performances efficaces (tout du moins garantissant un résultat proche du minimum du pire des cas et robuste (i) à la taille initiale de la population nuisible, (ii) à son moment d'invasion et (iii) aux incertitudes sur les paramètres du modèle.

C'est sur cette thématique que j'ai co-encadré avec Frédéric G.⁵ à partir du début 2006, Sapna Nundloll pour son stage de Master of Engineering (Control Theory) de l'Imperial College de Londres. Le stage de Sapna n'était pas exactement ma première expérience d'encadrement d'étudiant, mais

3. Le modèle étant forcé par des introductions périodiques de prédateurs, le taux de convergence vers la solution sans nuisible varie au cours du temps séparant deux introductions. Une bonne mesure de ce taux de convergence est donc sa moyenne sur une période T , ce qui permet par ailleurs les comparaisons entre différentes périodes T ; j'y reviens page 16.

4. Cette situation s'explique simplement par le fait que les simulations étant pour des paramètres aléatoires, la condition initiale peut ne pas correspondre à un pire des cas, et le temps de retour peut être plus court que le minimum des pires des cas; à l'inverse, le temps de retour peut être plus grand que le minimum des pires des cas dans le cas où la stratégie de lâcher est mal choisie.

5. C'est juste le fruit du hasard, mais il se trouve que j'ai collaboré étroitement avec trois Frédéric (F., G. & H.) au cours de ces dernières années. Je garderai les initiales pour éviter toute ambiguïté dans ce document.

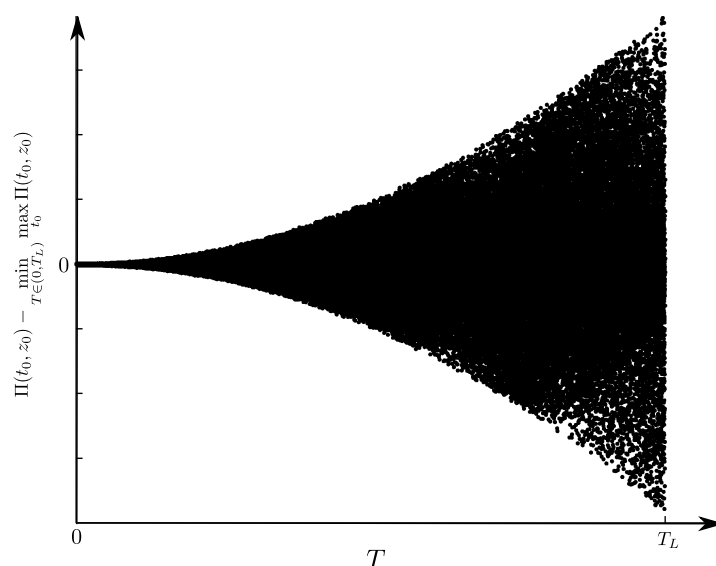


Figure 2 – Illustration de la variabilité du temps que mettent les nuisibles à repasser sous un seuil de nuisibilité en fonction de la stratégie d'introduction des ennemis naturels déterminée par T . Chacun des points représente l'écart entre le temps de retour sous le seuil de nuisibilité et le minimum atteignable pour le pire instant d'invasion pour l'une des 2×10^5 simulations stochastiques effectuées en tirant aléatoirement T , $t_0 \in (0, T)$ et la taille de la population initiale de nuisibles $x(t = t_0)$. Reproduit depuis (Mailleret et Grogard, 2009).

c'était la première étudiante que j'encadrais sans mentor⁶. Le sujet de stage de Sapna traitait du couplage entre introductions d'ennemis naturels et récoltes partielles de la culture au cours du temps, comme ce peut être le cas en production horticole (fleur coupée) ou maraîchère (e.g. tomate) : à chaque opération de récolte (et/ou d'opérations agronomiques comme l'effeuillage en culture de tomate) une partie des populations d'ennemis naturels et de ravageurs est extraite des cultures. Un problème connexe avait déjà été traité par Liu *et al.* (2005a) dans un contexte de protection intégrée⁷, avec des introductions et des prélèvements de prédateurs non-synchronisés, mais se passant à la même fréquence (le formalisme pour les introductions d'ennemis naturels était par ailleurs de type (7)). Le stage de Sapna considérait que les introductions d'ennemis naturels pouvaient être plus fréquentes ou plus rares que les prélèvements liés aux récoltes ou aux opérations agronomiques (et modélisait les introductions selon un formalisme de type (8)). Par souci de simplicité mathématique, nous considérons que la fréquence d'introduction des ennemis naturels était une fraction ou un multiple de la fréquence de récolte. Ce stage a donné lieu à la publication (Nundloll *et al.*, 2008) dans laquelle nous montrons que le nombre d'individus à introduire par unité de temps pour éradiquer les nuisibles augmente avec la fréquence des introductions, lorsque celle-ci est plus grande que la fréquence des récoltes partielles.

Ces résultats, comme une partie de ceux que je présente par la suite, sont assez difficilement comparables à la littérature proche qui a été produite à la même époque (par exemple (Liu et Chen, 2003; Liu *et al.*, 2004, 2005b; Georgescu *et al.*, 2008)) pour deux raisons principales. La première est que l'objectif premier de ces études était la caractérisation des dynamiques variées qui pouvaient découler des perturbations impulsionnelles des systèmes proies-prédateurs, et non un objectif bio-économique d'amélioration d'une méthode de protection des cultures. La seconde, qui découle probablement de la première, tient au fait que ces études ont toutes été conduites selon le formalisme d'introduction (7), ne permettant pas de comparer les stratégies les unes aux autres. Parallèlement Tang *et al.* (2005); Tang et Cheke (2005, 2008), proposaient des modèles plus proches à visées appliquées d'optimisation bio-économique, mais, sans que je ne m'explique vraiment pourquoi, nos approches ne sont pas croisées immédiatement.

6. Lors de ma thèse j'avais co-encadré une étudiante de l'ENS Cachan avec mon co-directeur de thèse Jean-Luc Gouzé.

7. usage combiné de lutte biologique et de pesticides, ces derniers ayant un effet modélisé de la même façon que les récoltes partielles.

Frédéric G. et moi étions opiniâtres; outre le cas particulier de la récolte où des différences nettes sont apparues entre stratégies d'introductions, le message principal de nos études est que, dans le cas particulier d'ennemis naturels correspondant aux hypothèses du modèle (9) le type de stratégie employé a un effet mineur, ne jouant que sur la variance de l'efficacité et non sur son espérance. Ces résultats allaient contre notre intuition initiale puisque nous nous attendions à un effet plus fort du mode d'introduction sur l'efficacité du contrôle biologique. Nous n'en sommes pas restés là. En effet, bien que le modèle (9) semble très général, il est basé sur l'hypothèse importante que la *densité dépendance*⁸ n'affecte pas les ennemis naturels. La suite de nos travaux sur cette thématique s'est attachée à relâcher cette hypothèse.

Collaborations :

- F. Grognaud, Biocore, Inria Sophia Antipolis.

Encadrement d'Étudiants :

- S. Nundloll. Influence de la récolte des cultures sur l'efficacité de la lutte biologique. Co-encadrement du stage avec F. Grognaud. *Master of Engineering, Imperial College, Londres.*

Publications associées⁹ :

- Mailleret, L. and Grognaud, F. Optimal release policy for prophylactic biological Control. In *Positive Systems : Theory and Applications*, Vol. 341 of LNCIS, pp. 89-96, Springer, 2006.
- * Nundloll, S. ; Mailleret, L. and Grognaud, F. The effect of partial crop harvest on biological pest control. *Rocky Mountain Journal of Mathematics*, Vol. 38, pp. 1633-1661, 2008.
- Mailleret and F. Grognaud. Global stability and optimisation of a general impulsive biological control model. *Mathematical Biosciences*, Vol. 221, pp. 91-100, 2009.

La densité dépendance négative et la lutte biologique par augmentation

Bien que général, le cadre de travail (9) ne peut entre autres pas prendre en compte de potentiels interactions négatives directes entre prédateurs. Ces phénomènes se traduisent par une densité dépendance négative (Begon *et al.*, 2006) au sens où la taille de la population affecte négativement un trait positivement associé à la fitness individuelle (e.g. taux de capture ou fécondité *per capita*) ou positivement un trait qui lui est négativement associé (e.g. taux de mortalité)¹⁰. Ces différents types d'interférences directes sont fréquents dans les communautés d'arthropodes prédateurs ou parasitoïdes (Hassell, 1978). Elles peuvent être globalement classifiées selon qu'elles pénalisent l'accès à une ressource essentielle, avec des répercussions sur la natalité, ou augmentent, au travers de combats directs, le taux de mortalité. Je ferai référence au premier type d'interactions en parlant "d'interférences" et au second en parlant de "querelles"¹¹.

Les recherches conduites sur ce thème l'ont été dans le cadre de la thèse de Sapna (Nundloll, 2010), co-encadrée avec Frédéric G., et qui fut ma première expérience d'encadrement de thèse. Le stage préalablement effectué par Sapna lui a en effet permis de décrocher une bourse de thèse financée par l'Inria débutant fin 2006.

Interférences entre prédateurs

Des interférences entre ennemis naturels ont été rapportées dans différents contextes de lutte biologique. C'est par exemple le cas chez les acariens prédateurs utilisés en vergers ou serres de culture (Everleigh et Chant, 1982; Gerson *et al.*, 2007). Nous avons nous même montré cette baisse

8. On parle de densité dépendance quand la taille de la population affecte un caractère d'un individu de cette même population, comme le taux de croissance *per capita* ou le taux d'attaque *per capita*, par exemple.

9. Les publications réalisées dans le cadre de l'encadrement d'un étudiant seront notées par une *.

10. Mathématiquement, cela se traduit par le fait que la réponse fonctionnelle des prédateurs et/ou que leur taux de croissance *per capita* \dot{y}/y sont décroissants de la taille de la population de prédateurs.

11. Le terme consacré étant "squabbling" en anglais.

de l'efficacité de prédation *per capita* au laboratoire sur le Phytoseïde *Neoseiulus cucumeris* (Figure 3, gauche¹²).

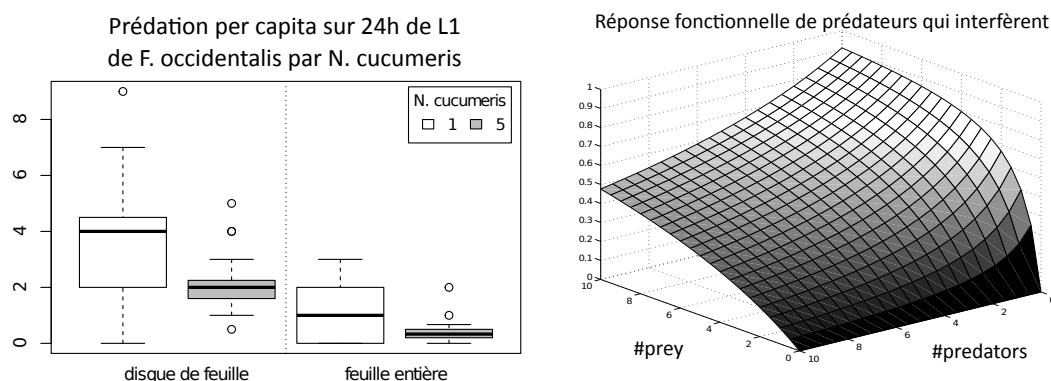


Figure 3 – Gauche : Mise en évidence d'une réponse fonctionnelle densité dépendante négative chez l'acarien prédateur *Neoseiulus cucumeris* pour 1 ou 5 individus chassant 10 larves L1 de thrips *Frankliniella occidentalis* sur un disque de feuille ou une feuille entière pendant 24h. L'analyse montre un effet massif de la surface de l'arène de chasse (disque ou feuille entière, $p < 10^{-5}$) et un effet significatif du nombre de prédateurs ($p \approx 0.033$) (sélection de modèles linéaires appliqués à la racine carrée du nombre de proies tuées par prédateur (normalisation des données), avec le facteur prédateurs solitaires ou en groupe et la surface de la feuille/disque de feuille, depuis le modèle complet). Droite : Réponse fonctionnelle de Beddington De Angelis en fonction de la quantité de proies et de la quantité de prédateurs.

Bien qu'il était conscient d'un possible effet du nombre de prédateurs sur le taux de capture *per capita*, les réponses fonctionnelles et numériques proposées par Holling (1961) ne permettent pas de le prendre en compte. Il faudra attendre les modèles proposés indépendamment par Beddington (1975) et DeAngelis *et al.* (1975) sur la base des travaux de Holling pour qu'apparaisse la réponse fonctionnelle¹³ dite de Beddington De Angelis (BDA, Figure 3, droite) :

$$g(x, y) = \frac{ax}{1 + bx + cy}$$

où x et y représentent respectivement les densités de proies et de prédateurs, a le taux maximal de prédation et b et c des constantes liées au temps de manipulation des proies et à la force de l'interférence entre prédateurs. A densité de prédateurs fixée, ce type de réponse fonctionnelle se comporte comme une Holling II, mais elle décroît avec la densité de prédateurs.

La réponse fonctionnelle BDA n'est qu'un exemple parmi de nombreux modèles ayant été proposés pour prendre en compte l'interférence entre les prédateurs (Skalski et Gilliam, 2001). L'un de ceux-ci a suscité des débats enflammés dans les années 90 pour son manque de bases mécanistiques. Il s'agit du modèle de réponse fonctionnelle ratio-dépendante (Arditi et Ginzburg, 1989), où la réponse fonctionnelle n'est plus censée dépendre du nombre de proies x , mais du ratio entre le nombre de proies et le nombre de prédateurs x/y . Appliqué à une réponse de type II de paramètres a et b , on obtient la forme :

$$g\left(\frac{x}{y}\right) = \frac{ax}{y + bx}$$

qui a des propriétés mathématiques ressemblant à la réponse BDA, bien que comportant une singularité lorsque x et y tendent vers 0.

Buffoni et Gilioli (2003) et Buffoni *et al.* (2005) ont proposé les premiers une classe de modèles prenant en compte le ratio entre le nombre de proies et une fonction linéaire de l'abondance du prédateur $(1 - \theta)k + \theta y$ paramétrée par $0 \leq \theta \leq 1$ et $k > 0$. Ainsi quand $\theta = 0$, la réponse fonctionnelle ne dépend que de l'abondance des proies, et quand $\theta = 1$ elle dépend du ratio proies-prédateurs. Les hypothèses sur la fonction $g(\cdot)$ elle-même sont classiques : nulle en 0, croissante

12. Ces données ont été collectées en collaboration avec Alexandre Bout (INRA Sophia) lors du stage de Guillaume Vitte (2008).

13. La réponse numérique peut suivre le même type de schéma

et saturant quand son argument est grand. Sur une réponse de type II de paramètres a et b , qui satisfait à ces hypothèses, on obtient :

$$g\left(\frac{x}{(1-\theta)k + \theta y}\right) = \frac{ax}{(1-\theta)k + \theta y + by}$$

si bien que lorsque $0 < \theta < 1$ la forme de la réponse est du type BDA.

Généralisant encore un peu plus cette approche, nous avons supposé que les réponses fonctionnelle $g(\cdot)$ et numérique $h(\cdot)$ répondaient au ratio entre une fonction de la densité de proies $\alpha(x)$ et de la densité de prédateurs $\beta(x)$ répondant respectivement à des conditions de type secteur :

$$\begin{aligned}\alpha_1 x &\leq \alpha(x) \leq \alpha_2 x, \\ \beta_0 + \beta_1 y &\leq \beta(y) \leq \beta_0 + \beta_2 y,\end{aligned}$$

avec $\alpha_i > 0$ et $\beta_i \geq 0$. Les hypothèses associées sur les fonctions $g(\cdot)$ et $h(\cdot)$ sont, à nouveau, classiques et génériques (nulles en 0, positives, croissantes et strictement croissantes en 0). Cette classe de modèles englobe notamment les formulations de Buffoni et al., ratio dépendantes, ou encore de type BDA, mais est aussi plus large. Par exemple, le cas limite $\beta_1 = \beta_2 = 0$ correspond à une absence d'interférence entre prédateurs.

Dans un contexte de lutte biologique par augmentation, la prise en compte de ce type de réponses fonctionnelles et numériques conduit à une variation du modèle (9) qui s'écrit :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x) - g\left(\frac{\alpha(x)}{\beta(y)}\right)y, \\ \dot{y} &= h\left(\frac{\alpha(x)}{\beta(y)}\right)y - my, \\ y(t^+) &= y(t) + \mu T \text{ quand } t = kT.\end{aligned}\tag{10}$$

Nous avons proposé et étudié ce modèle dans (Nundloll et al., 2010a), en nous attachant à comprendre l'influence des interférences sur l'efficacité des programmes de lutte biologique, et particulièrement sur les conditions en termes d'effort d'introduction μ et de stratégies d'introduction définies par la période T . Comme pour le modèle (9), nous avons pu déterminer l'existence d'une solution périodique stationnaire de période T correspondant à l'éradication des proies (nuisibles). Cette solution est localement asymptotiquement stable si :

$$f'(0) < \frac{\alpha_1 g'(0)}{\beta_2}, \quad \text{et : } \mu > \frac{1}{\beta_2} \left(\frac{1 - e^{-\frac{\beta_2 f'(0)}{\alpha_1 g'(0)} mT}}{e^{-\frac{\beta_2 f'(0)}{\alpha_1 g'(0)} mT} - e^{-mT}} \right) \left(\frac{1 - e^{-mT}}{T} \right).$$

Elle est globalement asymptotiquement stable si un couple de conditions similaires impliquant $\sup_{x \geq 0} \left(\frac{f(x)}{x} \right)$ à la place de $f'(0)$ est vérifié.

Par ailleurs cette solution est instable, i.e. l'éradication des nuisibles est impossible, si :

$$f'(0) \geq \frac{\alpha_2 g'(0)}{\beta_1}, \quad \text{ou : } \mu < \frac{1}{\beta_1} \left(\frac{1 - e^{-\frac{\beta_1 f'(0)}{\alpha_2 g'(0)} mT}}{e^{-\frac{\beta_1 f'(0)}{\alpha_2 g'(0)} mT} - e^{-mT}} \right) \left(\frac{1 - e^{-mT}}{T} \right).$$

Ces conditions appellent plusieurs remarques. Premièrement, contrairement au modèle (9) sans densité dépendance négative chez les prédateurs, nous n'obtenons pas de condition nécessaire et suffisante pour la stabilité de la solution sans nuisible, mais deux conditions nécessaires disjointes assurant la stabilité ou l'instabilité de la solution (le lecteur sera attentif au changement d'indice des α_i et β_i entre les deux conditions). Cela découle directement de la classe de modèles étudiée qui est caractérisée par des conditions de type secteur : en encadrant certaines non-linéarités, le raisonnement mathématique ne se fait pas sur le modèle en lui-même, mais sur des modèles qui encadrent ses dynamiques, conduisant ainsi à des conditions simplement nécessaire (stabilité) ou suffisante (instabilité).

Deuxièmement, ce n'est pas une unique condition qui assure la stabilité de la solution sans nuisible, mais un couple de conditions qui doivent être remplies simultanément. La première,

$f'(0) < \frac{\alpha_1 g'(0)}{\beta_2}$ (ou la condition correspondante pour l'instabilité) est une condition sur les paramètres biologiques du couple proie-prédateur considéré; elle est indépendante de la stratégie de lutte biologique appliquée. Elle stipule que le taux de croissance des proies ne doit pas être trop important par rapport à la force de la compétition intra-spécifique chez les prédateurs; dans le cas contraire, la solution sans nuisible est toujours instable, quel que soit le mode d'introduction des prédateurs employé (effort μ , stratégie T). En d'autres termes, des interférences trop fortes entre prédateurs empêchent le contrôle des proies. C'est une différence majeure induite par les interférences entre les prédateurs : lorsque celles-ci sont absentes, $\beta_1 = \beta_2 = 0$, et la condition nécessaire à la stabilité est tout le temps vérifiée¹⁴.

Enfin, la deuxième condition de stabilité définit quelles sont les stratégies de lutte biologique par augmentation à même d'éradiquer les proies. A la différence du modèle sans densité dépendance (9), dans le modèle (10) cette condition implique à la fois l'effort d'introduction μ et la stratégie d'introduction définie par la période T . Clairement, l'effort d'introduction doit être suffisamment important, mais le seuil minimum permettant le contrôle des nuisibles est lui-même dépendant de T (membre de droite de la deuxième condition de stabilité). Il est possible de démontrer que, lorsque les β_i sont strictement positifs, ce seuil est une fonction strictement positive, strictement croissante et non bornée de la période T . En d'autres termes des programmes de lutte biologique correspondant à des T faibles, *i.e.* des introductions fréquentes de faibles effectifs de prédateurs, demandent un effort d'introduction μ plus faible pour être efficace. *A contrario*, pour un effort d'introduction μ donné, les stratégies d'introduction correspondant à des T importants, *i.e.* des introductions massives espacées dans le temps, ne permettront pas de contrôler les nuisibles. Ces résultats sont illustrés sur la Figure 4, gauche.

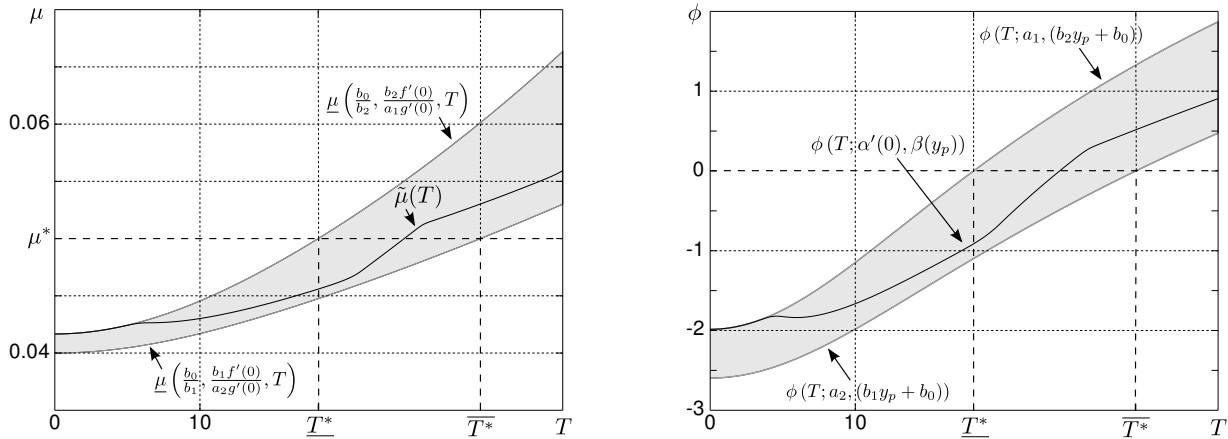


Figure 4 – Gauche. Illustration de la condition de stabilité correspondant aux stratégies de lutte biologique dans le plan (T, μ) . La solution sans nuisible est asymptotiquement stable pour les couples (T, μ) au dessus de la zone grisée et instable en dessous. L'analyse ne permet pas de conclure dans la zone grisée à cause des conditions de type secteur qui bornent certaines non-linéarités du modèle. Droite. Illustration du taux de convergence de la densité de nuisibles moyenné sur une période T , ϕ , en fonction de la stratégie d'introduction déterminée par T pour un μ fixé. Reproduit depuis (Nundloll et al., 2010a).

Au delà de la seconde condition de stabilité qui est remplie plus facilement pour des stratégies correspondant à des périodes inter-introductions T courtes, nous nous sommes intéressés à l'influence de T sur la dynamique de la population de nuisibles. Nous avons considéré cette dynamique localement autour de la solution stationnaire et avons calculé le taux moyen d'évolution de la population nuisible par unité de temps (ϕ) afin de pouvoir comparer les différentes stratégies entre elles. Nous avons montré que ϕ peut être encadré¹⁵ par deux fonctions qui sont à la fois décroissantes de μ et croissantes de T . La première conclusion est naturelle. Elle indique que plus l'effort d'introduction est important, plus le taux d'évolution de la population nuisible est petit;

14. La condition biologique suffisante d'instabilité étant elle impossible à remplir.

15. C'est encadrement est à nouveau lié aux conditions secteur.

lorsque ce taux d'évolution est négatif la population converge vers 0, et ce d'autant plus rapidement que μ est important. La seconde conclusion indique elle que plus la période inter-introductions est courte, plus le taux d'évolution est petit ; lorsque le taux est négatif, plus la période T est petite, plus la population converge vite vers 0. Ce résultat est illustré sur la Figure 4, droite.

Ainsi, contrairement au modèle (9), lorsque les prédateurs interfèrent, le patron temporel selon lequel ils sont introduits a une importance : des introductions de faibles effectifs rapprochées dans le temps permettent à la fois de diminuer l'effort d'introduction nécessaire à l'éradication des nuisibles ainsi que de minimiser le temps nécessaire à cette suppression. Qui plus est, puisqu'il n'est pas matériellement possible de faire des introductions à une fréquence infinie, plus les introductions sont rapprochées, plus la lutte biologique a des chances de fonctionner et d'être efficace.

Querelles entre prédateurs

Les interférences entre prédateurs dans l'accès à leurs ressources ne sont pas le seul type de densité dépendance qui peut les affecter. Ainsi des querelles directes entre les prédateurs sont susceptibles d'augmenter leur taux de mortalité, sans nécessairement influencer sur les fonctions trophiques. Nous nous sommes intéressés à ce type de densité dépendance négative dans (Nundloll *et al.*, 2010b), afin de tester si l'influence du patron de déploiement temporel des prédateurs était la même que dans le cas des interférences. Pour des raisons techniques, nous nous sommes concentrés sur une forme particulière de modèle proies-prédateurs, le modèle de Rosenzweig Mac Arthur, auquel nous ajoutons un terme de mortalité quadratique chez les prédateurs à la façon de Goh (1976) ou Ruan *et al.* (2007) :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{ax}{1+by}y, \\ \dot{y} &= \frac{ax}{1+by}y - (m + qy)y, \\ y(t^+) &= y(t) + \mu T \text{ quand } t = kT.\end{aligned}$$

Le taux de mortalité $m + qy$ (avec $q > 0$) est donc ici linéairement dépendant de la densité de population de prédateurs, mais les réponses fonctionnelles et numériques sont indépendantes de la densité de prédateurs.

L'analyse de ce modèle montre elle aussi l'existence d'une solution stationnaire correspondant à l'éradication des proies. Cette solution est localement (ou globalement) asymptotiquement stable sous une condition complexe mêlant les paramètres biologiques du modèle, l'effort d'introduction μ et la période inter-introductions T . A la différence de l'interférence entre prédateurs, les querelles n'impliquent pas de condition biologique nécessaire au succès de la lutte biologique ; il suffit que l'effort d'introduction soit suffisamment important pour conduire à l'éradication des nuisibles. Cependant, nous avons montré que pour un effort d'introduction μ donné, si la période inter-introductions T est trop grande, la condition de stabilité de la solution est transgressée. Cela démontre à nouveau le lien semble-t-il général entre densité dépendance négative, modalité temporelle de déploiement des prédateurs et efficacité de la lutte biologique.

D'autres variations sur la densité dépendance négative, comme le cannibalisme entre prédateurs peuvent être consultées dans le chapitre 5 de la thèse de Sapna (Nundloll, 2010). Elles confirment, comme les études présentées ici, l'influence de la densité dépendance négative chez les prédateurs sur l'efficacité des stratégies d'introduction en préconisant les approches combinant introductions fréquentes de faibles effectifs d'ennemis naturels. L'interprétation biologique que l'on peut en faire est que par de telles stratégies, on limite la variation temporelle de la population d'ennemis naturels, en particulier les fortes valeurs, où l'intensité de la densité dépendance négative est la plus pénalisante.

Avant ces travaux, seuls Zhang et Chen (2006) avaient traité le problème de la lutte biologique par augmentation en cas de densité dépendance négative chez les prédateurs selon un modèle de Beddington de Angelis. C'était une étude centrée sur la complexité des dynamiques potentiellement produites, si bien que les études sont en fait plutôt complémentaires. Par exemple, en n'étudiant que de manière succincte la stabilité de la solution stationnaire sans ravageurs, Zhang et

Chen (2006) n'identifient pas de conditions biologiques nécessaires au contrôle des ravageurs. Par ailleurs, comme Zhang et Chen (2006) se basent sur un formalisme de type (8), la comparaison de l'efficacité des différentes stratégies d'introduction n'est pas abordée.

Pour finir, en partenariat avec Jeannine Pizzol, entomologiste à ISA, nous avons testé cette prédiction lors d'expériences en cages entomologiques sur des rosiers, avec pour couple ravageur-ennemi naturel le thrips californien *Frankliniella occidentalis* et le Phytoseïde *Neoseiulus cucumeris*, celui pour lequel nous avons identifié des phénomènes d'interférences (Figure 3, gauche). Les résultats semblent indiquer une meilleure efficacité des lâchers fréquents, bien que le support statistique de cette conclusion reste relativement faible, principalement en raison du petit nombre de réplicats : $n = 4$ (Pizzol *et al.*, 2009). De façon intéressante, certaines biofabriques¹⁶ vendent aujourd'hui ces prédateurs dans des contenants "à dégagement progressif"¹⁷ permettant une inoculation quasiment en continu pendant plusieurs semaines, une méthode qui se rapproche beaucoup de celles que préconise l'approche théorique qui a été présentée ici.

Collaborations :

- F. Grogard, Inria Sophia Antipolis Méditerranée.
- J. Pizzol, ISA équipe M2P2, INRA, CNRS Université Côte d'Azur.
- A. Bout, ISA équipe RDLB, INRA, CNRS Université Côte d'Azur.

Encadrement d'Étudiants :

- S. Nundloll. (2006-2010). Dos and don'ts in augmentative biological control : insights from mathematical modelling. Thèse de l'Université Nice Sophia Antipolis. Co-encadrement avec F. Grogard.

Projets associés :

- IA2L : Interactions antagonistes entre auxiliaires, conséquences pour la Lutte biologique. Porteur du projet. *Financé par le Dép. SPE, INRA* (2007 - 2009).
- LutIn&co : Lutte biologique Interactions Inter et Intra guildes et Ecologie. Co-porteur du projet avec F. Grogard. *Financé par l'INRIA Sophia Antipolis Méditerranée* (2007).

Publications associées :

- Pizzol J., A. Gauthier, D. Nammour and L. Mailleret. Optimization of *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans) releases against thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande), in rose greenhouses. In *IOBC/WPRS Bulletin*, Vol. 49, pp. 195-200, 2009.
- * Nundloll S., Mailleret L. and Grogard F. Influence of intrapredatory interferences on impulsive biological control efficiency. *Bulletin of Mathematical Biology*, Vol. 72-8, pp. 2113-2138, 2010.
- * Nundloll S., Mailleret L. and Grogard F. Two models of interfering predators in impulsive biological control. *Journal of Biological Dynamics*, Vol. 4, pp. 102-114, 2010.

La densité dépendance positive et les stratégies d'introduction d'organismes

Le cas unidimensionnel

La densité dépendance peut prendre une forme positive dans laquelle la taille de la population affecte positivement un trait positivement associé à la fitness individuelle (e.g. fécondité *per capita*) ou négativement un trait qui lui est négativement associé (e.g. mortalité). Elle est caractéristique d'effets de coopération au sens large, par exemple dans l'accès à une ressource, la survie ou la reproduction ; on parle d'effets Allee élémentaires (Courchamp *et al.*, 2008). La densité dépendance est rarement positive pour toutes les tailles de population, notamment pour les plus grandes

16. Entreprises qui commercialisent les ennemis naturels

17. e.g. PlantProducts : <http://www.plantproducts.com/fr/viewproduct.php?pid=1960>

où les phénomènes de surpopulation et de compétition sont plus prégnants, mais elle peut l'être, notamment dans les populations de petite taille. Mathématiquement, la densité dépendance positive peut se traduire par un taux de croissance *per capita* qui est localement croissant de la taille de la population. On parle alors d'effet Allee démographique (Allee *et al.*, 1949; Courchamp *et al.*, 1999, 2008). Suivant que la 'coopération' soit absolument nécessaire ou simplement bénéfique à la croissance nette des petites populations, les effets Allee seront qualifiés de forts ou faibles (Figure 5). Je me suis spécialement intéressé aux premiers qui ont la caractéristique de définir une densité seuil en dessous de laquelle une population est condamnée à l'extinction, alors qu'elle s'établit si sa densité dépasse ce seuil.

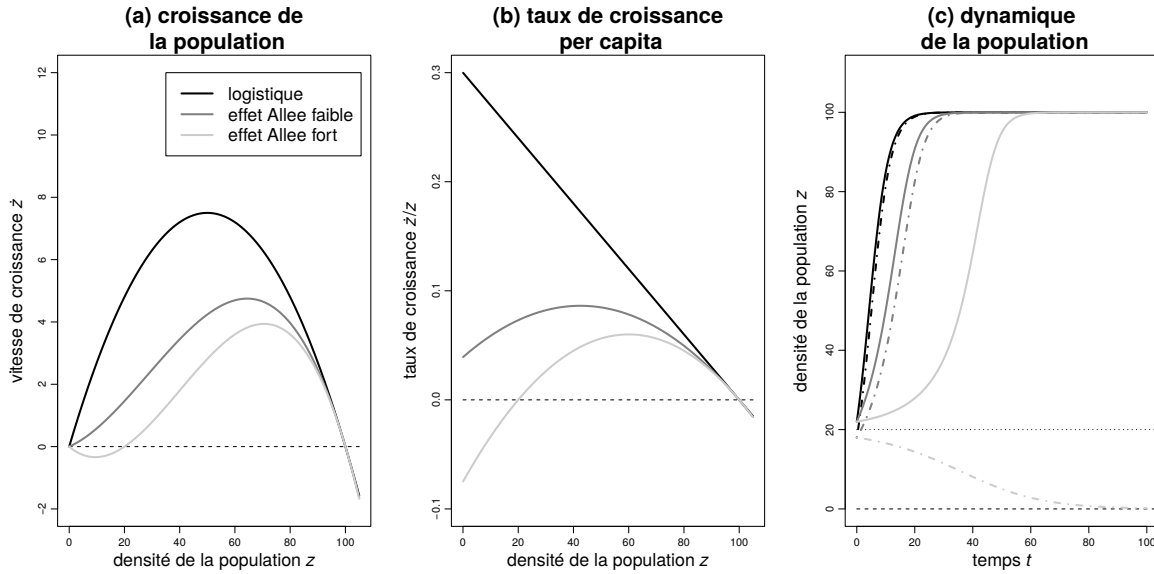


Figure 5 – Les effets Allee faibles et forts comparés à une croissance logistique d'une population. (a) Croissance de la population en fonction de la densité d'individus x . (b) Taux de croissance *per capita* de la population en fonction de la densité d'individus : on notera l'association positive entre le taux de croissance et la densité pour les faibles effectifs dans le cas d'effets Allee faibles et forts. (c) Densités de population au cours du temps ; on notera l'extinction de la population dans le cas d'effets Allee forts si la densité initiale est inférieure au seuil (ici $A = 20$). Reproduit depuis (Drake et Kramer, 2011).

L'équation la plus classique utilisée pour modéliser les effets Allee forts est dérivée de la croissance logistique (Gruntfest *et al.*, 1997; Courchamp *et al.*, 1999) :

$$\dot{z} = rz \left(\frac{z}{A} - 1 \right) \left(1 - \frac{z}{K} \right), \quad (11)$$

avec $r > 0$, $A > 0$ le seuil critique d'extinction et $K > A$ la capacité de charge du milieu. Ce modèle exhibe un comportement bistable, $x = 0$ et $x = K$ étant des équilibres localement asymptotiquement stables, les bassins d'attraction étant séparés par l'équilibre instable $x = A$ (Figure 5c).

Dans Mailleret et Lemesle (2009), nous nous sommes intéressés à l'effet de stratégies d'introduction de type (8) sur une population à croissance sujette à effets Allee forts. Dans un but de simplicité et pour se concentrer sur la phase de densité dépendance positive, nous avons supposé que $K \gg A$, conduisant à l'étude du modèle approché :

$$\begin{aligned} \dot{z} &= rz \left(\frac{z}{A} - 1 \right), \\ z(t^+) &= z(t) + \mu T, \text{ quand } t = kT, \end{aligned} \quad (12)$$

avec $z(0) = 0$. Nous cherchions à déterminer l'influence de l'effort et de la stratégie d'introduction μ et T sur la capacité de la population à dépasser le seuil d'extinction A .

Dans le cas d'introductions continues dans le temps ($T \rightarrow 0$), il existe un seuil d'effort d'introduction en dessous duquel la population ne dépasse jamais le seuil d'extinction : la population

n'arrive pas à s'établir. Lorsque les événements d'immigration arrivent de façon ponctuelle dans le temps, un tel seuil existe aussi, mais il est dépendant de T et la condition est moins restrictive que dans le cas d'introductions continues¹⁸. En fait, pour toutes les intensités d'efforts d'introduction pour lesquels une introduction continue dans le temps ne permet pas à une population de s'établir, il existe des stratégies d'introduction discrètes en temps qui le permettent. Le résultat est totalement intuitif, puisqu'il suffit de choisir T suffisamment grand pour que $\mu T > A$, garantissant ainsi le franchissement du seuil d'extinction en une seule introduction, indépendamment de la dynamique interne de la population. Même lorsque la dynamique de la population joue, *i.e.* lorsqu'il faut plusieurs introductions pour dépasser le seuil d'extinction, nous avons montré que plus T était grand, plus le seuil d'extinction était franchi rapidement.

Ainsi, comme dans les modèles à densité dépendance négative, le choix de la stratégie d'introduction défini par T semblait avoir une influence sur les dynamiques des populations à croissance densité dépendante positive. Néanmoins, les stratégies les plus efficaces sont à l'inverse du cas densité dépendance négative, avec des introductions rares et massives, plutôt que fréquentes et de faible taille.

Nous souhaitons évaluer la généralité de ce résultat, tout d'abord sur un modèle plus générique d'une population isolée ainsi que dans un cadre de lutte biologique. Avec Frédéric G. nous avons poursuivi ces recherches lors du co-encadrement du stage de 4e année de l'école Polytech'Nice de Nicolas Bajoux (2012). En partenariat avec Gonzalo Robledo Veloso (Université du Chili) nous avons aussi co-encadré Nicolas sur un sujet connexe lors de son stage de 5e année (2013). In fine, la thématique des stratégies d'introduction pour les populations à croissance densité dépendante positive deviendra le sujet principal de la thèse de Nicolas, co-encadrée par Frédéric G. et moi-même (bourse de l'école doctorale STIC¹⁹ de l'Université Nice Sophia Antipolis, 2013-2017).

Nous nous sommes ainsi intéressés à la classe de modèles suivante :

$$\begin{aligned}\dot{z} &= g(z), \\ z(t^+) &= z(t) + \mu T, \text{ quand } t = kT,\end{aligned}$$

avec la fonction de croissance $g(\cdot)$ nulle en 0 et A , négative sur l'intervalle $(0, A)$ et telle que $g'(A) > 0$. A est donc comme plus haut défini comme un seuil d'extinction de la population. Ce type de fonction de croissance est suffisamment souple pour englober la formulation classique (11), ou la forme approchée étudiée dans (Mailleret et Lemesle, 2009), mais aussi la grande majorité des fonctions de croissance à effets Allee forts de la littérature (cf. table 3.1 dans le livre sur les effets Allee de Courchamp *et al.* (2008)). Sans réelle surprise, mais au prix d'efforts mathématiques sensiblement plus importants, nous avons pu montrer que les propriétés²⁰ identifiées sur le modèle approché (12) étaient toujours valables pour cette classe générale de modèles de croissance à effet Allee forts (Bajoux, 2013; Bajoux *et al.*, 2014).

Si l'on prend un peu de champ, cela confirme tout d'abord une interaction entre stratégie d'introduction et croissance densité dépendante des populations, que celle-ci soit négative ou positive. Ensuite, dans un contexte de biologie de l'invasion ou de biologie de la ré-introduction, nos résultats indiquent qu'à effort global d'introduction constant, les patrons temporels d'introduction privilégiant la taille des introductions à leur nombre devraient assurer plus facilement le succès d'une invasion ou la restauration d'une population.

Ces résultats font écho aux travaux de modélisation de Wittmann *et al.* (2014) qui montrent, sur la base de modèles stochastiques, la supériorité des introductions de grandes tailles peu fréquentes dans des scénarios "difficiles" (lorsque le taux de croissance des individus est, au moins pour partie, négatif). Au plan expérimental, Sinclair et Arnott (2016) ont aussi montré l'influence plus importante de la taille des propagules dans des populations de microorganismes subissant des effets Allee liés à un mode de reproduction sexué. L'avantage des introductions larges peut être néanmoins contre-balançée par d'autres propriétés des populations (Sinclair et Arnott, 2017), comme la structuration de l'espace ou des formes de densité dépendance négative (*cf. supra*) mais

18. Elle est de moins en moins restrictive quand T augmente.

19. Sciences et Technologies de l'Information et de la Communication

20. Notamment la décroissance de l'effort d'introduction limite permettant l'établissement de la population en fonction de T , et donc l'avantage d'utiliser des stratégies d'introduction basée sur des T grands.

aussi par la variabilité temporelle de l'environnement (Drolet et Locke, 2016). Ce sont des sujets sur lesquels nous développons actuellement diverses approches dans le cadre de la thèse de Nicolas; j'y reviendrai brièvement dans les perspectives de ce document.

A la suite de ces résultats sur des populations isolées, nous avons souhaité évaluer dans quelle mesure ils se transposaient à des systèmes ressource - consommateurs où les consommateurs seraient affectés par une forme de densité dépendance positive.

Stratégies d'introduction et densité dépendance positive chez les prédateurs

Bien que l'importance des effets Allee sur le management des populations soit de plus en plus reconnu, les recherches théoriques sur les conséquences d'effets Allee affectant les populations de prédateurs²¹ restent rares (Bazykin, 1998; Zhou *et al.*, 2005; Verdy, 2010; Terry, 2015). Cette observation est encore plus vraie pour les agents de lutte biologique, la seule étude existant à ma connaissance étant celle de Bompard *et al.* (2013). Si ils ne sont pas légion, notamment chez les arthropodes (Fauvergue, 2012), des exemples d'ennemis naturels affectés par des effets Allee existent cependant. C'est le cas par exemple chez le parasitoïde *Aphelinus asychis*, ennemi naturel utilisé dans la lutte contre le puceron russe du blé (Fauvergue et Hopper, 2009).

Au cours de la thèse de Nicolas, nous avons proposé une classe de modèles que nous souhaitons à la fois générique et pouvant prendre en compte différentes formes d'effets Allee élémentaires chez les prédateurs, qu'ils agissent seuls ou en combinaison (Bajeux *et al.*, 2017). Nous nous sommes notamment intéressés aux effets Allee de fourragement²² et de reproduction²³. La classe de modèles que nous avons proposée et qui généralise celle de Terry (2015) s'écrit :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x) - g(x)q_f(y)y, \\ \dot{y} &= h[g(x)q_f(y)]q_r(y)y - m[g(x)q_f(y)]y,\end{aligned}\tag{13}$$

avec, comme précédemment, x la densité de proies et y la densité de prédateurs, $f(\cdot)$ la croissance des proies, $g(\cdot)$ la réponse fonctionnelle des prédateurs qui obéissent aux hypothèses classiques. Les effets Allee de fourragement traduisent un taux de capture des proies par prédateur plus élevé lorsque le nombre de prédateurs est plus important. Ils sont modélisés par l'intermédiaire de la fonction $q_f(\cdot)$, supposée croissante²⁴ de son argument. En nous basant sur (Terry, 2014), nous avons modélisé la reproduction des prédateurs par l'intermédiaire d'une réponse numérique $h(\cdot)$ que nous avons supposée dépendante des captures effectuées par prédateur, et non de la densité de proies elle-même. Cela permet notamment de prendre en compte l'influence indirecte des effets Allee de fourragement sur la reproduction. Par ailleurs nous avons considéré explicitement des effets Allee élémentaires de reproduction en modulant la reproduction des prédateurs par une fonction $q_r(\cdot)$ ayant les mêmes propriétés que $q_f(\cdot)$. Enfin, la mortalité des prédateurs est modélisée par l'intermédiaire de la fonction $m(\cdot)$, supposée elle aussi dépendre des captures de proies par prédateur (Terry, 2014), et décroissante de ce nombre de captures. Cela permet ainsi de prendre en compte une éventuelle influence indirecte des effets Allee de fourragement sur la mortalité des prédateurs.

Dans un cadre de lutte biologique par augmentation, nous avons étudié l'influence d'introductions répétées de prédateurs sur ce type d'interactions, et notamment sur la stabilité d'une solution stationnaire correspondant à l'éradication des proies. Dans (Bajeux *et al.*, 2017), nous montrons que la stabilité locale ou globale de cette solution est fortement impactée par le type d'effet Allee élémentaire subi par la population de prédateurs, ainsi que par l'effort d'introduction μ et la période T . Ainsi, un effet Allee de fourragement influencera plus négativement la stabilité de la solution qu'un effet Allee de reproduction. Un effet Allee de fourragement est directement impliqué dans la stabilité locale de la solution d'éradication des nuisibles, alors qu'un effet Allee de

21. Au sens large, incluant les parasitoïdes.

22. Efficacité de fourragement dépendant positivement de la densité de prédateurs, susceptible d'affecter positivement les réponses fonctionnelles et numériques et négativement leurs taux de mortalité.

23. Qui ne font que moduler la réponse numérique.

24. Non strictement, afin d'englober l'absence de cet effet Allee élémentaire.

fourragement ne joue que sur la potentielle stabilité globale de cette dernière, en facilitant sa non attractivité globale (Figure 6).

La présence d'un type ou l'autre d'effet Allee, ou même des deux, ne change cependant pas le profil global des conditions d'éradication en fonction de μ et de T . Sur un exemple inspiré de la littérature (Verdy, 2010), nous avons calculé en fonction de μ et de T le seuil correspondant à la stabilité locale de la solution d'éradication ainsi que des seuils nécessaires, suffisants et "numériques"²⁵ pour différents modèles comprenant ou pas l'un ou l'autre des effets Allee. La figure 6 reprend les résultats comparant le cas effet Allee de fourragement seul (F) ou associé à un effet Allee de reproduction (RF). Le résultat qualitatif obtenu en dimension 1 reste conservé : à effort d'introduction μ fixé, il convient d'introduire plus rarement, mais en plus grand nombre, les prédateurs. Ces mêmes propriétés se transfèrent aussi à la vitesse moyenne de convergence de la population de proies vers 0, qui est donc plus rapide quand T est grand (voir Figure 2 et 3 dans Bajeux *et al.* (2017)).

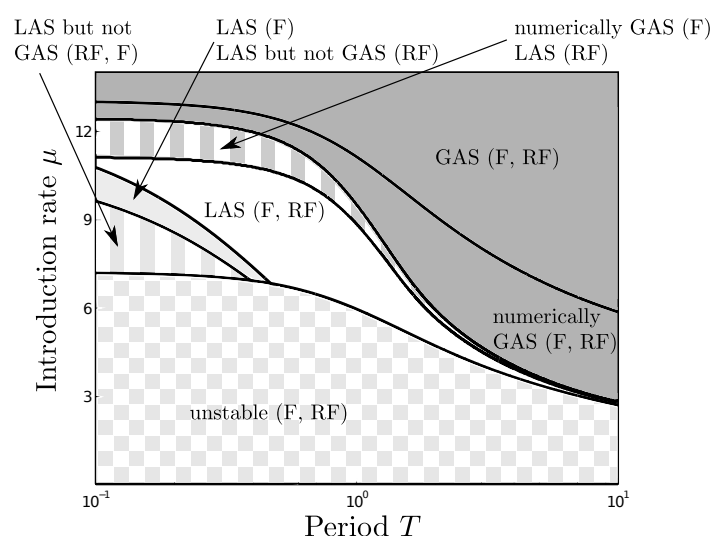


Figure 6 – Conditions de stabilité de la solution d'éradication des proies en fonction de μ et de T pour les modèles prenant en compte un effet Allee de fourragement seul (F) ou combiné à un effet Allee de reproduction (RF). Les courbes indiquent les différents seuils pour la condition de stabilité locale, les conditions suffisantes de non stabilité globale, de stabilité globale estimée numériquement ainsi que la condition suffisante de stabilité asymptotique globale. Le statut de la solution est indiquée par du texte dans chacune des régions (μ, T) ainsi définies. Adapté depuis (Bajeux *et al.*, 2017).

L'interaction entre dynamique de population densité dépendante positive chez les prédateurs et stratégies d'introduction est ainsi mise en évidence. Selon le type d'effet Allee rencontré, les résultats ne sont cependant pas les mêmes, impactant seulement l'attractivité globale ou jouant aussi sur la stabilité locale de l'éradication des nuisibles. Par ailleurs la densité dépendance positive a une influence contraire à celle de la densité dépendance négative sur les stratégies d'introduction (cf. comparatif des figures 4 et 6). Enfin, et contrairement au cas densité dépendance négative d'interférence entre prédateurs, il n'y a pas de condition biologique nécessaire pour permettre l'éradication des nuisibles, mais seulement des conditions de déploiement en termes d'effort et de période d'introduction.

Collaborations :

- F. Grognaud, Inria Sophia Antipolis Méditerranée.
- G. Robledo Veloso, Université du Chili à Santiago.

Encadrement d'Étudiants :

²⁵. Approximation numérique de la condition nécessaire et suffisance de stabilité globale de la solution d'éradication.

- N. Bajeux (2012). Stratégies d'introduction de prédateurs en lutte biologique : cas de la densité dépendance positive chez les prédateurs. Co-encadrement du stage de 4e année avec F. Grogard. *Polytech Nice Sophia*.
- N. Bajeux (2013). Effets Allee dans les modèles de dynamique de population semi-discrets. Co-encadrement du stage de 5e année avec F. Grogard et G. Robledo Veloso. *Polytech Nice Sophia*.
- N. Bajeux (2013-2017). Modélisation de stratégies d'introduction de populations, effets Allee et stochasticité. Co-encadrement de la thèse de doctorat avec F. Grogard. *Université Nice Sophia Antipolis*.

Projets associés :

- PURE : Pesticide Use-and-risk Reduction in European farming systems with integrated pest management. Projet porté par F. Lescourret. Financé par le 7e PCRD européen, (KBBE). 2011 - 2015.

Publications associées :

- Mailleret, L. and Lemesle, V. A note on semi-discrete modelling in the life sciences. *Philos. Trans. of the Royal Soc. A*, Vol 367, pp. 4779-4799, 2009.
- * Bajeux, N., Grogard, F. and Mailleret L. Introduction strategies for biological control agents subject to Allee effects. In *Proceedings of the 21st International Symposium on Mathematical Theory of Networks and Systems (MTNS 2014)*, 8pp., Groningen, The Netherlands, 2014.
- * Bajeux, N. Grogard F., and Mailleret, L. Augmentative biological control when the predator population is subject to Allee effects. *Journal of Mathematical Biology*, Vol.74-7, pp :1561-1587, 2017.

Structuration de l'espace et lutte biologique par augmentation

La dernière étude que je vais rapporter dans le cadre de la lutte biologique par augmentation concerne l'influence de la structuration spatiale de l'environnement sur l'efficacité des différentes stratégies d'introduction des ennemis naturels (Ghosh *et al.*, 2015). C'est une étude que nous avons conduite dans le cadre du séjour doctoral de Bapan Ghosh²⁶ en collaboration avec Frédéric G. C'est aussi un sujet qui jette les bases de projets futurs sur lesquels je reviendrai dans la partie perspectives de ce document.

En travaillant toujours dans le cadre méthodologique apporté par le formalisme (8), nous avons considéré que les interactions entre ennemis naturels et ravageurs ne se déroulaient plus au sein d'un environnement homogène, mais au sein d'un environnement structuré en habitats distincts, connectés par des flux de migration des populations entre les deux environnements. Du point de vue agronomique et à large échelle, on peut appréhender cette situation en considérant par exemple un champ et ses abords immédiats, ou une mosaïque agricole. A plus petite échelle, les cultures mixtes de plantes agronomiques et de plantes compagnes (Parolin *et al.*, 2012) ou encore l'hétérogénéité induite par les différents organes des plantes elles-mêmes justifient aussi de considérer la structuration spatiale.

Notre étude s'est basée sur un modèle proies-prédateurs de type Lotka Volterra afin de pouvoir conduire une étude analytique qui se révéla déjà compliquée. Les interactions entre populations se déroulent sur deux habitats ou 'patches' connectés entre eux par la migration des proies et des prédateurs ; les taux de migrations sont supposés constants, ce qui conduit au modèle suivant :

$$\begin{aligned}\dot{x}_i &= a_i x_i - b_i x_i y_i - d_{ij} x_i + d_{ji} x_j, \\ \dot{y}_i &= c_i x_i y_i - m_i y_i - D_{ij} y_i + D_{ji} y_j, \\ y_i(t^+) &= y_i(t) + \mu_i T, \text{ quand } t = kT,\end{aligned}$$

avec $i, j = 1, 2$. Dans ce modèle, x_i et y_i désignent les tailles des populations de proies et de préda-

²⁶. Doctorant indien qui a séjourné 8 mois dans nos équipes en 2014 au cours d'un Fellowship Raman-Charpak. Depuis Bapan est Professeur associé au National Institute of Technology de Meghalaya, et il est revenu 2 mois fin 2016 début 2017 dans le cadre de notre projet commun PULSPOP.

teurs dans l'habitat i , a_i , b_i , c_i et m_i les taux de natalité, de capture, de croissance ou de mortalité des populations dans l'habitat i et d_{ij} et D_{ij} les taux de migrations des populations de proies et de prédateur de l'habitat i vers l'habitat j . Le paramètre μ_i représente l'effort d'introduction dans l'habitat i . Il est facile de montrer que ce modèle possède une solution périodique stationnaire correspondant à l'éradication des proies.

Selon les taux de migration des populations, différentes situations apparaissent. Ceci est lié à une propriété du modèle qui fait que dans la plupart des cas la dynamique locale de l'écart à la solution stationnaire obéit à un système linéaire non-autonome dont la matrice ne commute pas avec elle-même à deux instants différents. Dans ce cas, il n'est pas possible de calculer de manière simple l'application qui associe l'écart à la solution stationnaire d'une période à l'autre, ce qui *in fine* rend difficile de caractériser la stabilité de la solution stationnaire sans proies du modèle²⁷.

La première situation se produit lorsque les proies ne dispersent pas du tout. Dans ce cas la propriété de commutativité est vérifiée et l'application de la méthode classique est possible. Elle conduit à conclure que les conditions sur μ_i permettant d'assurer la stabilité asymptotique de la solution conduisant à l'éradication des proies ne dépendent pas de la stratégie d'introduction déterminée par T . Selon les caractéristiques de la démographie des proies et la dispersion des prédateurs, la stratégie permettant l'éradication des proies tout en minimisant l'effort d'introduction requiert d'introduire les prédateurs soit dans un seul, soit dans les deux habitats, mais cette dichotomie est à nouveau indépendante de la stratégie de déploiement temporel.

La seconde situation se produit lorsque les proies peuvent migrer d'un habitat à l'autre, mais que les prédateurs ont des dynamiques "équilibrées", i.e. en l'absence de proies, ils suivent dans chaque habitat exactement les mêmes dynamiques, et leur taux d'attaque des proies est identique. Cela implique, a minima, d'introduire le même nombre de prédateurs dans chacun des habitats : $\mu_1 = \mu_2 = \mu$. A nouveau, la propriété de commutativité est vérifiée et les calculs montrent que tout se passe comme si l'espace n'était pas structuré et que les prédateurs étaient confrontés à une proie "moyenne" dont les paramètres démographiques sont la moyenne des paramètres dans chacun des habitats. En conséquence, la stratégie de déploiement temporel n'influe pas, et l'effort d'introduction μ reste indépendant de la dispersion des proies et des prédateurs.

La troisième et dernière situation correspond au cas général. Dans ce cas là la propriété de commutativité n'est plus vérifiée, ce qui rend l'approche analytique nettement plus compliquée (cf. Annexe de (Ghosh *et al.*, 2015)), voire impossible en toute généralité. Nous avons commencé par étudier le cas le plus simple où la propriété de commutativité est perdue : les prédateurs ont des dynamiques "équilibrées", mais leur taux d'attaque diffère d'un habitat à l'autre. Ce cas est encore accessible à une approche analytique en dépit d'expressions mathématiques compliquées. L'analyse de stabilité de la solution stationnaire correspondant à l'éradication des proies montre que la condition est dépendante à la fois de l'effort d'introduction μ et de la période d'introduction T . Une analyse analytico-numérique de cette condition montre que la condition de stabilité est plus facilement vérifiée pour les efforts d'introduction importants et les stratégies d'introduction fréquentes (figure 7). De plus, pour une certaine gamme d'efforts d'introduction ($\mu \in (\hat{\mu}, \bar{\mu})$, voir figure 7), des stratégies d'introduction fréquentes garantissent l'éradication des proies, alors que des stratégies plus espacées dans le temps peuvent ne pas parvenir à les contrôler. Ces conclusions sont très semblables aux effets de la densité-dépendance négative sur l'efficacité des stratégies de lutte, bien qu'ici la dynamique de population des prédateurs ne soit pas soumise à de la densité dépendance.

Pour aller plus loin, nous avons considéré le cas où les dynamiques des prédateurs ne sont pas "équilibrées", notamment lorsque les efforts d'introduction dans chacun des habitats sont différents l'un de l'autre. Les calculs analytiques ne peuvent alors être conduits même dans le cas le plus simple où les deux habitats sont identiques et seuls diffèrent les taux de migration des prédateurs d'un habitat à l'autre. Nous avons donc calculé par intégration numérique l'application de premier retour afin d'approximer la condition de stabilité en fonction de μ et de T pour divers valeurs de paramètres. Cela nous a permis de vérifier que les conclusions qualitatives obtenues précédemment (croissance des efforts d'introduction limites en fonction de T) semblaient génériques.

27. Cette subtilité n'apparaît pas dans les résultats présentés précédemment

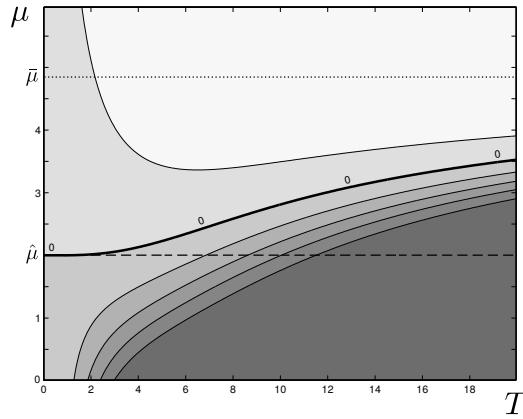


Figure 7 – Zones de stabilité de la solution sans proie dans le plan (T, μ) qui est asymptotiquement stable au dessus de la courbe labellisée 0 et instable en dessous. Les couleurs sont associées à la valeur de la première condition de Jury appliquée à la matrice de monodromie utilisée pour caractériser la stabilité de la solution stationnaire. Reproduit depuis (Ghosh *et al.*, 2015).

Au delà de la répartition temporelle des introductions, nous nous sommes aussi nous intéressés à leur répartition spatiale. Nous avons supposé qu’une proportion p de l’effort global d’introduction μ était dirigé vers l’habitat 1, le reste étant introduit dans l’habitat 2. Pour un μ donné²⁸, il existe un ensemble continu de stratégies de déploiement dans l’espace et le temps permettant le contrôle des proies. C’est ce que nous représentons sur la figure 8 gauche, dans l’espace (T, p) : l’ensemble des stratégies correspondant aux couples (T, p) situés à l’intérieur des contours conduisent, pour le μ correspondant, à l’éradication des proies. Pour une stratégie de déploiement temporel et un effort d’introduction donnée, la façon dont sont introduits les prédateurs dans l’espace est aussi importante puisqu’elle peut permettre, ou pas, la régulation des proies. Par ailleurs, plus l’effort d’introduction est important plus des stratégies diverses permettent le contrôle des proies, si bien qu’il est dans certains cas possible de contrôler les proies en n’introduisant les prédateurs que dans un seul des deux habitats (e.g. lorsque $\mu \geq 5$ et que T n’est pas trop grand dans la figure 8, gauche). Enfin nous avons pu aussi analyser le taux de convergence vers la solution sans proie pour un μ donné en fonction de la stratégie de déploiement dans l’espace et le temps. Nous montrons qu’il existe une stratégie de déploiement optimale qui correspond, pour le jeu de paramètres considéré, à un déploiement dans les deux habitats avec une période entre les introductions tendant vers 0. La stratégie de déploiement optimal est identifiée par le point sur figure 8 droite.

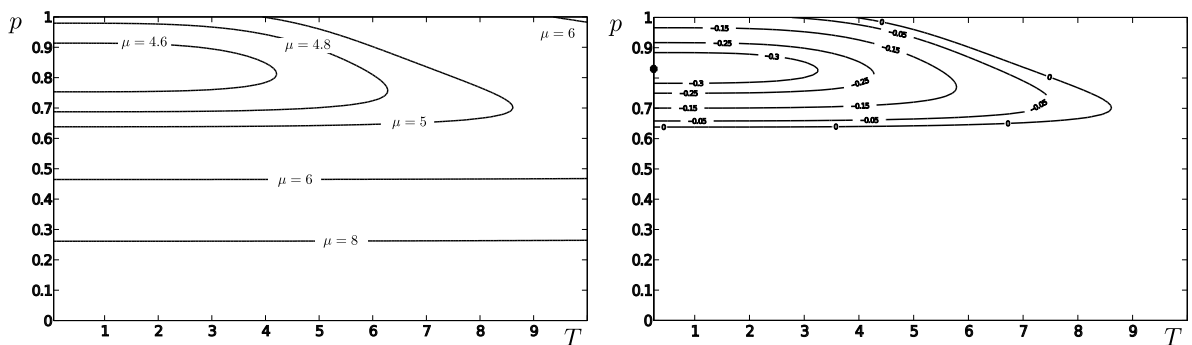


Figure 8 – Gauche : zones de stabilité de la solution sans proie en fonction de la stratégie d’introduction déterminée par la période d’introduction et la proportion introduite dans l’habitat 1 (T, p) pour différentes valeur de l’effort d’introduction μ ; la solution stationnaire est asymptotiquement stable à l’intérieur des contours. Droite : Courbes de niveaux du taux de convergence moyen vers la solution stationnaire sans proie dans le plan (T, p) pour $\mu = 5$; le point noir identifie la stratégie optimale. Reproduit depuis (Ghosh *et al.*, 2015).

28. suffisamment grand

Collaborations :

- F. Grogard, Biocore Inria Sophia Antipolis.
- B. Ghosh, National Institute of Technology Meghalaya, India.

Encadrement d'Étudiants :

- B. Ghosh (2014) National Institute of Technology Meghalaya, India. Co-encadrement avec F. Grogard d'une visite de 8 mois dans le cadre d'un Raman Charpak Fellowship au cours de sa thèse de doctorat.

Projets associés :

- PULSPOP : PULses in Spatial POPulation dynamics. Appel d'offre Franco-Indien de L'Indo French Center for Applied Mathematics (IFCAM). Co-porteur du projet avec Bapan Ghosh (NIT Meghalaya). 2016-2018
- ABCD : Augmentative Biological Control : optimizing natural enemies Deployment. Projet financé par l'INRA-SPE. Porteur du projet. 2017-2019

Publication associée :

- * Ghosh, B., Grogard F., and Mailleret, L. Natural enemies deployment in patchy environments for augmentative biological control. *Applied Mathematics and Computations*, Vol. 266, pp. 982-999, 2015.

Conclusion

Dans ce premier volet, j'ai donné un aperçu de mes travaux sur la modélisation des introductions d'organismes dans l'environnement, avec un soin particulier porté à la compréhension de l'influence de la distribution dans le temps et dans l'espace des introductions. Ces recherches se sont principalement concentrées sur la lutte biologique par augmentation. Ils ont notamment mis en évidence de manière non équivoque l'interaction entre la densité dépendance des dynamiques de populations et les stratégies de déploiement en environnement homogène. De premiers travaux conduits en environnement spatialement structuré montrent que malgré l'absence de densité dépendance dans la dynamique des prédateurs, la structuration de l'espace tend à avoir le même effet que la densité dépendance négative.

Sur le plan des applications agronomiques, nos résultats contribuent à fournir des bases théoriques aux utilisations préventives de la lutte biologique par augmentation. Ils documentent quel patron d'introduction sera le plus efficace dans le but de prévenir les infestations ou de les juguler rapidement lorsqu'elles arrivent. Il est intéressant de constater sur la dernière décennie un changement de point de vue sur la lutte biologique préventive, tant au niveau scientifique que dans les exploitations agricoles, avec un développement de plus en plus important des techniques 'predator-in-first' (Ramakers, 1990; Stary, 1993). Celles-ci visent à introduire et soutenir les populations d'agents de lutte biologique avant l'apparition des ravageurs en combinant des techniques de lutte biologique par augmentation et par conservation (Kumar *et al.*, 2015). Messelink *et al.* (2014) rapportent par exemple que l'introduction périodique en routine d'ennemis naturels se développe de plus en plus dans les situations de culture sous serres. Les biofabriques (e.g. Bioline Agros-ciencies ou Koppert) vendent aujourd'hui des ennemis naturels pour des utilisations préventives, ce qui était presque inimaginable il y a quelques années.

Le thème de la lutte biologique est central dans mes travaux sur le plan appliqué avec l'étude d'une méthode de protection des plantes moderne, utilisée partout dans le monde sur diverses cultures, et amenée à se développer encore dans le futur (van Lenteren *et al.*, 2017). Il est aussi important sur le plan méthodologique puisque c'est dans ce cadre que j'ai pu développer mes compétences sur les systèmes dynamiques semi-discrets, ce qui m'a permis d'initier différentes collaborations autour de l'étude de l'impact de la saisonnalité dans les (agro-)écosystèmes, travaux sur lesquels je reviendrai page 41. La thématique 'introduction' m'a aussi conduit vers d'autres rivages plus proches de la biologie expérimentale que je vais maintenant détailler.

Intermède : Introductions d'organismes en mésocosmes expérimentaux

All experiments are right, but some are useful.

attribué à J.J. Stachowicz par J.E. Byrnes

Plutôt spécialisé dans les équations du temps, la question des introductions d'organismes m'a amené à m'intéresser à des questions en prise plus directe avec les expériences et en lien avec l'aspect spatial. En 2011, Elodie Vercken, chercheuse à ISA, et moi avons débuté une collaboration ancrée dans une démarche combinant modèles théoriques et expériences en mésocosmes afin d'étudier l'influence de divers facteurs liés à la structuration spatiale de l'environnement d'introduction sur le devenir d'une population introduite. L'idée d'utiliser des microcosmes expérimentaux pour tester des prédictions issues de modèles théoriques en dynamique des populations remonte aux travaux de Gause (1934) pour étudier la compétition ou les relations de prédation entre microorganismes. Les expériences d'Huffaker (1958) utilisant des populations d'acariens pour étudier l'influence de l'espace sur la persistance des interactions proies-prédateurs sont un autre exemple de ce type d'approche. Plus proche de nous, le "projet Tribolium", conté dans le livre *Chaos in Ecology* (Cushing *et al.*, 2003), a développé un système expérimental de mésocosmes de coléoptères couplés à des modèles théoriques pour tester la possibilité d'observer des dynamiques de population complexes sur la base d'interactions écologiques relativement simples.

Partant du constat que les déterminants de l'échec ou du succès de l'établissement de populations introduites dans leurs phases initiales étaient difficilement observables *in natura*, donc peu connus, et de plus difficilement manipulables. L'idée était donc de reproduire au laboratoire dans des environnements simplifiés des micropaysages manipulables dans lesquels nous pourrions réaliser des introductions planifiées. La partie théorique de modélisation devait servir de générateur d'hypothèses sur l'influence de tel ou tel facteur. Le focus premier de ces travaux concernait la structure spatiale de l'environnement d'arrivée d'une population introduite et son interaction éventuelle avec diverses caractéristiques de la population elle-même. Comme les populations introduites sont souvent de petite taille, nous nous sommes particulièrement intéressés à des processus importants pour ce type de population, notamment la stochasticité démographique et les effets Allee.

Ces recherches se sont initialement structurées autour d'un projet financé par le département SPE de l'INRA, coordonné par Elodie, puis autour de la co-direction de la thèse de Thibaut Morel Journal (financement Université Nice Sophia Antipolis) et de plusieurs stagiaires de Master. Le projet s'est étoffé avec notre participation à une ANR, ainsi que la co-direction de la thèse de Marjorie Haond (financement INRA SPE - région PACA) avec Elodie et Lionel Roques, chercheur à BioSP à l'INRA d'Avignon. Marjorie poursuit le travail initié lors de la thèse de Thibaut sur un sujet recentré sur la propagation des populations.

Dispositif expérimental, modèle(s)

Métapopulations expérimentales de trichogrammes

Nous avons créé des paysages spatialement structurés pour accueillir les populations à base de tubes contenant des ressources, représentant des patchs dans lesquels les populations se reproduisent, connectées par des tuyaux permettant aux individus de migrer d'un patch à l'autre (Figure 9 : a,b). A partir de cette structure modulaire, nous avons pu reproduire des structures spatiales variées tant au niveau structurel (connectivité entre différents patchs) que dans la qualité de chacun des patchs.

Le modèle biologique choisi pour peupler ces mésocosmes était une espèce de micro-hymé-

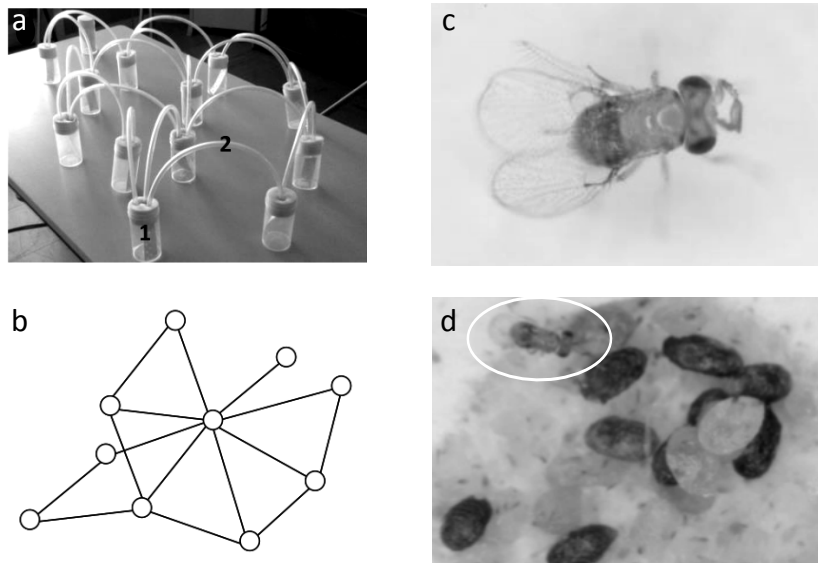


Figure 9 – a : mésocosme expérimental à métapopulations de trichogrammes ; les populations locales se reproduisent dans les patchs (tubes : 1) connectés par des corridors permettant la migration (tuyaux : 2). b : structure spatiale du mésocosme présenté en a. c : imago de *T. Chilonis*. d : amas d'oeufs d'*E. kuehniella* parasités (noirs) ou non parasités avec un trichogramme en haut à gauche. Mosaïque depuis (Morel Journal, 2015).

noptère parasitoïde du genre *Trichogramma* : *Trichogramma chilonis*²⁹. Cette micro-guêpe se reproduit en pondant dans les œufs d'autres insectes ; chaque œuf parasité contient une unique larve qui en grandissant se colore et donne une teinte foncée à l'œuf parasité, ce qui permet de suivre facilement les dynamiques des populations (Figure 9 : c,d). Les populations ont été élevées sur des oeufs de pyrale de la farine *Ephestia kuehniella* préalablement irradiés afin de bloquer leur développement, mais permettant celui des trichogrammes. Les trichogrammes sont de petite taille (<1mm) et ont un cycle de vie rapide (9 à 10 jours).

Lors des expériences, les générations étaient non chevauchantes : à chaque génération, les trichogrammes adultes pouvaient parasiter les oeufs hôtes et disperser dans les paysages durant 48h avant d'être retirés du dispositif pour laisser place à leur descendance lors de la génération suivante.

Modèle(s) de dynamique des populations

Pour ressembler aux dynamiques de populations générées par le dispositif expérimental, nous avons considéré des modèles en temps et espace discret afin de représenter les générations non chevauchantes d'une métapopulation. Ils sont construits sur l'hypothèse d'une dynamique locale d'une sous-population dans un patch, chaque patch étant connecté à d'autres patches du paysage par des taux de migration. Nous considérons qu'au cours d'une génération, les individus ne peuvent se déplacer de plus d'un patch, les migrations se faisant de proche en proche, soit à un taux fixe, soit à un taux dépendant de la taille de la population source (scenario dispersion densité dépendante) et ce de manière déterministe ou comme le résultat d'une épreuve stochastique à l'échelle de chaque individu. Cette stochasticité dans la dispersion a pour principale conséquence que les petites populations ont moins de chances de disperser que les populations plus grandes³⁰.

Les modèles des dynamiques locales sont basés sur des dérivés du modèle de Ricker (1954)³¹,

29. Les trichogrammes sont utilisés dans le cadre de la lutte biologique contre divers lépidoptères, et notre laboratoire a développé un Centre de Ressource Biologique sur ces insectes

30. Si p est la probabilité qu'un individu disperse, la probabilité qu'au moins 1 individu disperse dans une population de taille n vaut $1 - (1 - p)^n$ qui est croissant de n .

31. $z(t_{k+1}) = z(t_k) \exp\left(r\left(1 - \frac{z(t_k)}{K}\right)\right)$, $z(t_k)$ étant la taille de la population à la k -ième génération, r le taux de

comportant le cas échéant des effets Allee et/ou des parties stochastiques (Courchamp *et al.*, 2008) :

$$z(t_{k+1}) = z(t_k) \exp\left(r\left(1 - \frac{z(t_k)}{K}\right)\left(1 - \frac{A}{z(t_k)}\right) + \varepsilon(t_k)\right), \quad (14)$$

avec $\varepsilon(t_k)$ le résultat d'un tirage dans une loi normale d'espérance nulle et de variance $\sigma_e + \frac{\sigma_d}{z(t_k)}$ permettant de représenter respectivement la stochasticité environnementale et la stochasticité démographique³² (Lande *et al.*, 2003).

Pour étudier plus finement la stochasticité intervenant dans la migration et la reproduction des populations, nous avons aussi utilisé un modèle individu-centré basé sur la réussite ou l'échec des individus à des épreuves de Bernoulli dont les probabilités de réussite étaient déterminées par la densité de la population (Morel Journal, 2015). Cela permet aussi de prendre plus fidèlement en compte le caractère discret de la taille des populations.

Nous avons utilisé ces modèles pour tester l'effet de différents paramètres caractéristiques du paysage, de la dynamique interne de la population ou du mode d'introduction, afin de produire des hypothèses testables sur le dispositif expérimental. Le questionnement ici n'était pas d'ordre mathématique, et l'étude des dynamiques produites par ces modèles a principalement reposé sur l'outil informatique par le biais de simulations numériques selon une approche Monte Carlo, pour maîtriser la stochasticité, et pour des gammes de valeurs des paramètres d'intérêt, afin d'évaluer la sensibilité des résultats.

Structure de l'environnement d'introduction et succès d'établissement d'une population

Connectivité du site d'introduction

Nous nous sommes en premier lieu intéressés à l'influence de la connectivité du site d'introduction sur la probabilité d'établissement d'une population. En populations établies, la connectivité de l'environnement est souvent appréhendée comme un facteur positif permettant une plus grande résilience des métapopulations via des dynamiques d'extinctions/recolonisations (Hanski et Gaggiotti, 2004) ou des effets rescousse (Brown et Kodric-Brown, 1977) internes à la métapopulation. En situation d'établissement, la situation est différente : une connectivité trop importante du site d'introduction peut favoriser l'émigration précoce des populations et menacer la persistance de la population introduite (Kean et Barlow, 2000).

Thibaut, Elodie et moi avons co-encadré en 2014 le stage de Camille Piponiot-Laroche, étudiante à Agroparistech, sur cette thématique. À l'aide d'un modèle individu centré, nous avons étudié l'influence du nombre de connexions du patch d'introduction à d'autres patches sur la dynamique des premières générations après introduction (Figure 10). Nous avons montré que lorsque les individus se déplaçaient de manière aléatoire, c'est à dire que leur probabilité de migrer augmentait avec le nombre de connexions du patch, la probabilité d'établissement suivait une courbe en cloche avec l'existence d'un niveau de connectivité optimal pour l'établissement des populations introduites. Lorsque le niveau de connectivité du patch d'introduction est trop bas, les populations sont isolées et ne bénéficient pas des effets positifs de la formation d'une métapopulation, alors que lorsque le niveau de connectivité est trop haut, la population introduite se trouve subdivisée en de multiples petites sous populations qui sont très sensibles à l'extinction.

Des expériences conduites sur les microcosmes de trichogrammes, qui ont une tendance à la migration aléatoire dans le dispositif, ont permis de confirmer l'existence d'un niveau de connectivité optimal pour l'établissement (Figure 10 droite et (Morel Journal *et al.*, 2016a)).

croissance de la population et K la capacité de charge du milieu.

32. La stochasticité démographique, résultat d'une variabilité intrinsèque du nombre de descendants d'un individu, affecte chaque individu séparément ce qui conduit à une variance du taux de croissance moyen de la population inversement proportionnelle à la taille de la population ; la stochasticité environnementale affecte simultanément tous les individus, si bien que la variance du taux de croissance moyen de la population ne dépend pas de la taille de la population.

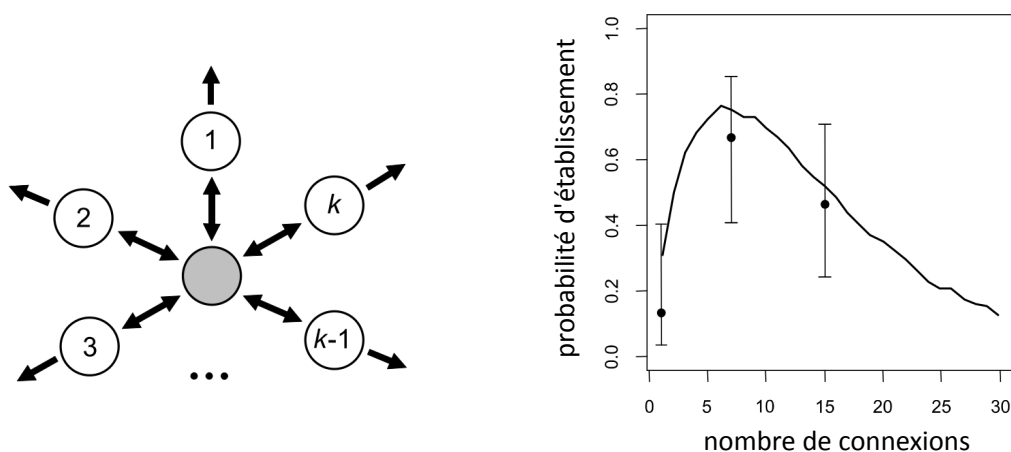


Figure 10 – Gauche : schéma de la structure du paysage ; le patch d'introduction (gris) est connecté à k autres patches. Droite : probabilité d'établissement de la population introduite en fonction du nombre de connexions du patch d'introduction ; la ligne représente la probabilité d'établissement évaluée sur 5000 simulations du modèle individu centré pour un nombre de connexions variant de 1 à 30 avec dispersion aléatoire des individus ; les points représentent le pourcentage de populations expérimentales établies pour 1, 7 et 15 connexions et les moustaches les intervalles de confiance à 95%. Reproduit depuis (Morel Journel *et al.*, 2016a).

Interaction entre connectivité et taille de propagule

Si comme nous l'avons montré plus haut, la connectivité du site d'introduction a un impact non monotone sur l'établissement d'une population, il est possible que l'impact négatif de la connectivité disparaisse si la taille de la population introduite est grande. En effet, si la dispersion additionnelle créée par une connectivité plus grande ne réduit pas trop la taille absolue des populations post dispersion, ce qui devrait être le cas si la taille initiale de la population est grande, l'effet négatif de la connectivité devrait disparaître. Par ailleurs, nous étions aussi intéressés par le devenir des populations plusieurs générations après leur introduction, et non juste après comme dans l'étude décrite ci-dessus.

Thibaut, Elodie et moi avons co-encadré en 2013 le stage de master 1 de Pierre Girod, étudiant à l'Université Nice Sophia Antipolis. Nous avons étudié par des simulations de modèles de type (14) l'interaction entre connectivité du site d'introduction et taille de la population introduite dans des paysages en stepping stone³³. Plus précisément, nous avons simulé des introductions de tailles différentes se réalisant soit au centre du paysage, soit à une extrémité, soit dans un patch totalement isolé. Les connectivités étudiées variaient donc de 0 à 2 voies de dispersion depuis le site d'introduction. Cette analyse a été répliquée dans différents scénarios prenant ou non en compte la présence de stochasticité environnementale, démographique ou de dispersion, d'effets Allee, ou de dispersion positivement densité dépendante. Parmi les résultats obtenus, nous avons mis en évidence l'effet négatif de la stochasticité démographique seule sur la probabilité d'établissement pour de petites tailles de populations introduites, un effet qui est plus sensible encore lorsque la connectivité du site d'introduction est importante (figure 11 : A). La prise en compte d'une stochasticité environnementale additionnelle inverse la tendance et montre un effet positif de la connectivité pour les plus grandes tailles initiales de population (figure 11 : B). Nous avons identifié deux grands types de patrons de propagation subséquents à l'introduction que nous avons qualifié de "tiré" ou "poussé" par analogie avec les travaux de Stokes (1976) sur les solutions de type front³⁴ d'équations de réaction diffusion³⁵. Dans les patrons de dispersion tirés, les sous-populations aux

33. Chaîne de patches unidimensionnelle (Kimura et Weiss, 1964).

34. Solution d'une EDP à profil fixe se déplaçant à vitesse constante dans l'espace ; les solutions issues d'un support compact au temps initial (qui font sens dans un contexte de population introduite) convergent vers la solution de type front dont la vitesse est minimale.

35. Les fronts tirés sont déterminés par les caractéristiques démographiques des individus sur le bord des populations, alors que les fronts poussés dépendent des caractéristiques des individus situés au cœur des populations ; le caractère poussé peut être lié à différents mécanismes, le plus classique étant la présence

extrémités de la métapopulation ont toujours un assez faible effectif et la progression de la population se fait à vitesse constante. Dans les patrons poussés, la progression de la métapopulation d'un patch n'est possible que lorsque la sous population à son extrémité est suffisamment grande, ce qui entraîne des arrêts de propagation réguliers. Dans les simulations, les patrons de propagation poussés sont associés à la présence (i) d'effets Allee, (ii) de densité dépendance positive du taux de migration ou (iii) de stochasticité de dispersion. Les patrons sont essentiellement tirés en l'absence de ces mécanismes (Morel Journal *et al.*, 2016b).

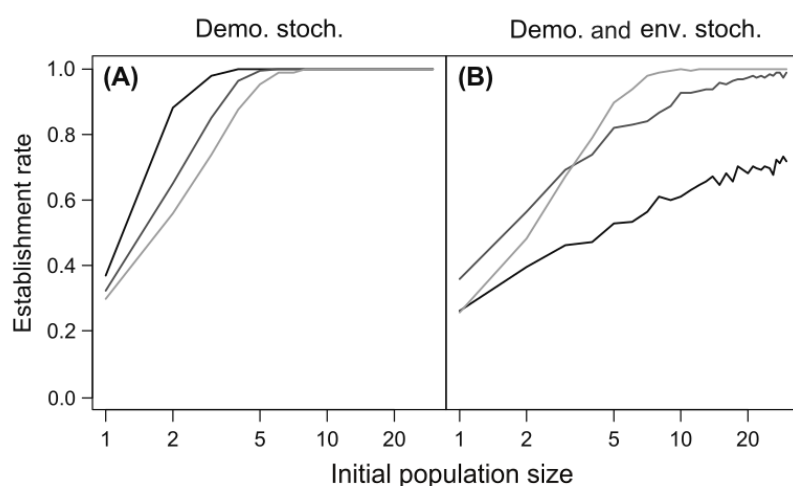


Figure 11 – Probabilité d'établissement de la population en fonction de la taille de la population introduite estimée sur 10^3 simulations pour une connectivité de 0 (noir), 1 (gris moyen) ou 2 (gris clair). Ces simulations ont été réalisées pour des scénarios de stochasticité démographique seule (A) ou combinées avec de la stochasticité environnementale. Reproduit depuis (Morel Journal *et al.*, 2016b).

Nous avons utilisé les mésocosmes de trichogrammes pour tester *in vivo* les résultats théoriques obtenus avec les modèles. Nous nous sommes concentrés sur l'aspect spatial en ne considérant que des scénarios où les introductions étaient réalisées soit au centre soit à une extrémité des paysages en stepping stone. Les expériences ont été réalisées pour deux tailles initiales de population, sur deux souches de trichogrammes différentes, entraînant un design expérimental $2 \times 2 \times 2$ répliqué 10 fois pour chaque modalité, soit 80 métapopulations suivies au total, le tout sur 10 générations non chevauchantes³⁶. Nous avons montré que, comme dans les simulations, il existait une interaction entre la taille de la population initiale et la connectivité du site d'introduction : les populations initiales les plus petites introduites dans les sites les plus connectés avaient des taux d'établissement significativement plus faibles (Morel Journal *et al.*, 2016b). Les métapopulations expérimentales présentaient par ailleurs des patrons d'expansion en deux phases, avec une phase de croissance locale sur le site d'introduction avant de se disperser dans l'environnement ultérieurement (Figure 12 B) ; la dispersion ultérieure était aussi caractérisée par des arrêts réguliers de progression du front, lorsque la sous population à son extrémité était petite (Figure 12 A). Nous avons interprété ces deux caractéristiques comme des manifestations du caractère poussé du patron de dispersion dont nous avons identifié le mécanisme sous-jacent comme étant principalement lié à la stochasticité de dispersion (Morel Journal *et al.*, 2016b).

C'était une expérience d'assez grande ampleur, où les approches théoriques et empiriques se répondaient et s'enrichissaient l'une l'autre, confirmant la pertinence de la démarche couplée. L'interaction entre taille de propagule et connectivité du site d'introduction avait déjà été suggérée dans les travaux de modélisation présentés par Drury *et al.* (2007) ou Kanarek *et al.* (2013), mais à notre connaissance jamais démontrée empiriquement. Par ailleurs l'identification de la stochas-

d'effets Allee dans la dynamique locale de la population (Bonnefon *et al.*, 2014) ; le type de patron de front de propagation a des conséquences importantes sur la forme des fronts, leur vitesse de déplacement (Stokes, 1976) ou le maintien d'une diversité neutre dans la population (Roques *et al.*, 2012)

36. Ce qui, étant donné le cycle de vie du trichogramme, fait une expérience d'une centaine de jours

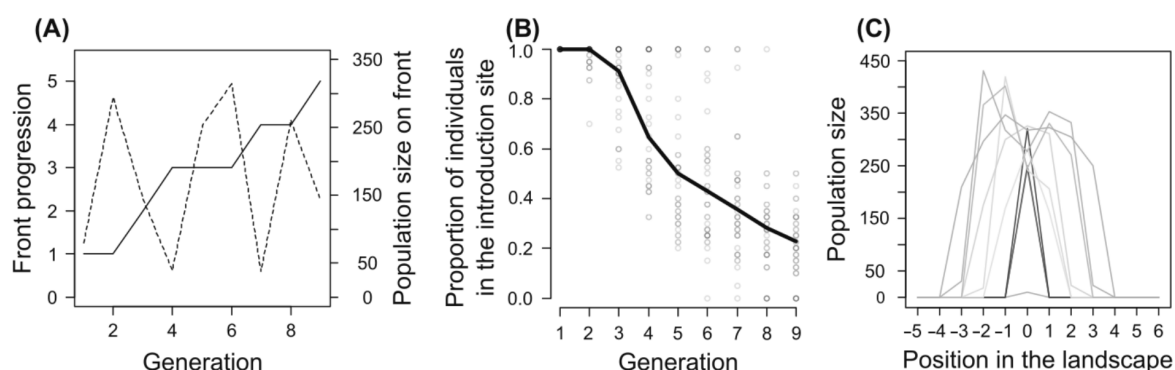


Figure 12 – A. Exemple de propagation d’une population expérimentale de trichogrammes au cours du temps : avancée du front en trait plein, taille de la sous-population à son extrémité en trait pointillé. B. Proportion de la population totale dans le site d’introduction au cours du temps. C. Exemple de dynamique d’une métapopulation introduite au centre d’un paysage en stepping stone (position 0) : chaque ligne représente la taille des sous-populations à chaque génération à chaque position dans l’espace depuis les premières générations dans le site d’introduction (gris foncé) jusqu’à leur dispersion dans le reste du paysage au cours des générations suivantes (gris clair à gris moyen).

tacité de dispersion comme source du caractère poussé d’un patron de dispersion, à la fois dans les simulations et les expériences, représentait aussi une nouvelle étape (mais cf. les travaux antérieurs de (Panja, 2004) sur les fronts faiblement poussés). Ces travaux suggèrent enfin que certains mécanismes responsables de patrons poussés, comme la stochasticité ou la densité dépendance positive de la dispersion, ne sont pas forcément néfastes aux populations, comme peuvent l’être les effets Allee, mais peuvent contribuer à les protéger en instaurant des dynamiques de dispersion en deux phases.

Travaux complémentaires

Nous avons conduits deux études complémentaires au cours de la thèse de Thibaut sur les liens entre probabilité d’établissement d’une population et structure spatiale de l’environnement d’introduction. Ces travaux sont en cours de ‘valorisation’ et je ne vais les décrire que brièvement.

La première étude s’intéressait à l’influence du niveau de fragmentation spatiale des ressources sur l’établissement d’une population introduite. Nous avons envisagé la fragmentation comme la répartition plus ou moins agrégée d’une quantité constante de ressources à l’échelle d’un paysage en stepping stone. Nous avons comparé, à la fois en simulation sur la base de modèles de type (14) et dans des mésocosmes de trichogrammes, des paysages où les patches d’habitats favorables étaient regroupés ou dispersés³⁷, traduisant des niveaux faibles à élevés de fragmentation. Nos résultats, tant théoriques qu’expérimentaux, démontrent un effet double de la fragmentation. En entravant la formation de métapopulations, qui on l’a vu plus haut est favorable à l’établissement, la fragmentation affecte négativement la probabilité d’établissement d’une population. Néanmoins, parce qu’une fragmentation importante diminue le nombre de patches défavorables entre habitats de bonne qualité, elle a aussi tendance à favoriser la propagation dans l’espace. Ainsi les populations introduites dans les paysages fragmentés s’établissent moins bien mais, une fois établies, se répandent plus rapidement.

Au delà du strict paysage théorique en stepping stone, nous avons enfin considéré l’introduction d’une population au sein d’un paysage de patches homogènes connectés en réseau. Cette étude s’est déroulée lors du stage de Claire Rais Assa, étudiante à Agroparistech, que nous avons co-encadrée Elodie, Thibaut et moi. En usant d’une approche mixte combinant simulations et expériences en mésocosmes, nous avons étudié l’influence de certaines caractéristiques des paysages en réseau sur l’établissement et la propagation précoce d’une population introduite. Nous nous

37. Formellement il s’agit d’habitats périodiques dans l’espace sur la base des motifs 3 habitats favorables - 3 défavorables, ou 1 favorable - 1 défavorable.

sommes particulièrement intéressés à quantifier l'influence des hubs³⁸ et des clusters³⁹ sur la dynamique de la population introduite en lien avec la position initiale de la propagule. Ces caractéristiques de la structure spatiale de l'environnement sont connus en épidémiologie pour affecter la dynamique des épidémies, mais restent jusqu'ici peu regardés du point de vue de la biologie de l'invasion en elle-même.

Par simulation, nous avons créé aléatoirement des réseaux aux caractéristiques variées en termes de centralité (nombre et connectivité des hubs) et de niveau d'agrégation (coefficient de clustering), et nous avons simulé des dynamiques de populations introduites dans ces réseaux à différentes positions sur la base d'un modèle individu centré prenant en compte des effets Allee. Nous avons ensuite mis en relation le taux d'établissement et la vitesse de propagation des populations avec le niveau de centralité et d'agrégation des réseaux. Nous avons pu montrer que la vitesse de propagation était diminuée par le niveau d'agrégation mais augmentait avec le niveau de centralité. Par ailleurs, le taux d'établissement diminuait dans les paysages à forte centralité et lorsque la propagule était introduite proche ou dans un hub (un résultat à rapprocher de nos résultats précédents sur la connectivité du site d'introduction) ; le niveau d'agrégation n'avait lui pas d'effet. Pour les expériences, nous avons sélectionné différents réseaux avec des caractéristiques contrastées en termes de niveaux de centralité et d'agrégation. Cela nous a notamment permis de confirmer l'influence positive de la centralité sur la vitesse de colonisation, mais nous n'avons pas mesuré d'effet sur l'établissement. Cette étude est à notre connaissance parmi les premières à s'intéresser à l'influence des caractéristiques de réseau de l'environnement d'introduction sur les capacités d'envahissement d'une population invasive.

Collaborations :

- E. Vercken, ISA équipe BPI, INRA, CNRS Université Côte d'Azur.

Encadrement d'Étudiants :

- T. Morel Journal. (2012-2015) Stratégies d'introduction d'organismes dans un environnement spatialement structuré. Co-direction de la thèse avec E. Vercken.
- C. Rais Assa (2014). Réseaux, métapopulations et établissement : approches théorique et expérimentale. Co-encadrement du stage avec E. Vercken et T. Morel Journal. *Master 1, Agroparistech*.
- C. Piponiot-Laroche (2014). Influence de la connectivité des paysages sur les premières phases d'établissement des populations. Co-encadrement du stage avec E. Vercken et T. Morel Journal. *Master 1, Agroparistech*.
- Pierre Girod (2013). Stratégies d'introduction d'organismes dans un environnement spatialement structuré : rôle de la pression de propagules. Co-encadrement du stage de Master 1 avec E. Vercken. *Université Nice Sophia Antipolis, Master Biologie et Santé de l'Environnement*.

Projets associés :

- TripTic : Trichogramma for plant protection : Pangenomics, Traits, and establishment Capacities. Projet porté par J-Y. Rasplus. Grand défi sociétal "Sécurité alimentaire et démographique" de l'ANR. 2014-2018.
- Propagules : Effet de différentes composantes de la pression de propagules sur le succès d'établissement d'un auxiliaire de lutte biologique. Projet porté par E. Vercken. Financé par le Département SPE de l'INRA. 2011-2013.

Publications associées :

- * Morel Journal T., P. Girod, L. Mailleret, A. Auguste, A. Blin, E. Vercken. The highs and lows of dispersal : how connectivity and propagule pressure jointly shape establishment dynamics in discrete landscapes. *Oikos*, Vol 125-6, pp 769-777, 2016.
- * Morel Journal T., Piponiot, C., Vercken E. and Mailleret L. An optimal connectivity level for establishment and colonization. *Biology Letters*, Vol. 12 : 20160704, 2016.

38. Patches du réseau connectés à de nombreux autres patches.

39. Groupes de patches très connectés les uns aux autres.

-
- Facon, B., Mailleret, L., Renault, D. and Roques, L. Processus d'invasions biologiques : de l'approche descriptive à l'approche prédictive. *Revue d'Ecologie*, Vol. 70-12, pp. 110-113, 2015.
 - * Morel-Journel, T., Fauvergue X., Lombaert, E., Mailleret, L., Malausa, T., Ris, N. and Vercken E. De l'utilisation de microcosmes pour le test d'hypothèses en biologie de l'invasion. *Revue d'Ecologie*, Vol. 70-12, pp. 16-27, 2015.
 - Vercken E., Fauvergue X., Ris N., Crochard D. and Mailleret L.. Temporal autocorrelation in host density increases establishment success of parasitoids in an experimental system. *Ecology and Evolution*, Vol. 5-13, pp. 2684–2693, 2015.
 - Vercken E., F. Vincent, L. Mailleret, N. Ris, E. Tabone and X. Fauvergue. Time-lag in extinction dynamics in experimental populations : evidence for a genetic Allee effect ? *Journal of Animal Ecology*, Vol. 82, pp. 621-631, 2013.

Richesse de l'environnement et vitesse de propagation des populations

Les résultats obtenus lors de la thèse de Thibaut sur le lien entre fragmentation des ressources et vitesse de propagation des populations nous ont poussés à approfondir ce thème. Cela a débuté lors du stage de Marjorie Haond, qui était étudiante en Master 2 à l'Université de Lyon, que nous avons co-encadré en 2015 avec Elodie, Thibaut et Lionel. Marjorie poursuit depuis ce travail dans le cadre de sa thèse (cf. supra).

La théorie classique des fronts de propagation dans les modèles de réaction-diffusion prédit que la vitesse du front est "linéaire", déterminée par le taux de croissance intrinsèque de la population lorsqu'elle est en faible densité *i.e.* le linéarisé de la fonction de croissance lorsque la population tend vers 0 (Murray, 2002; Roques, 2013). Ainsi, pour le modèle emblématique de Fisher-KPP⁴⁰, qui associe croissance logistique et diffusion des populations, la vitesse de propagation minimale d'une solution de type front

$$c = 2\sqrt{rD}.$$

Le modèle de Fisher-KPP prédit donc que les populations se propagent plus rapidement dans des milieux où leur taux de croissance intrinsèque est plus grand, et ce indépendamment de la capacité de charge de l'environnement. Ce principe a été récemment démontré expérimentalement sur des microcosmes de ciliés (Giometto *et al.*, 2014) ou de levures (Gandhi *et al.*, 2016). Il est devenu un des piliers de la théorie de la propagation des populations.

Néanmoins, d'autres hypothèses sur la démographie et/ou la dispersion des individus sont susceptibles d'affecter cette propriété. Ainsi, dans un modèle de réaction diffusion avec la croissance locale de la population qui suit un modèle à effet Allee fort de type (11), la vitesse minimale d'une solution de type front s'écrit (Keitt *et al.*, 2001) :

$$c = \sqrt{\frac{2rD}{K} \left(\frac{K}{2} - A \right)},$$

qui est donc dépendante de D et de r , mais aussi croissante en K .

En ré-analysant d'autres modèles de réaction-diffusion issus de la littérature, pour lesquels les vitesses de propagation sont souvent calculées après adimensionalisation et donc quand $K = 1$, nous avons pu montrer que d'autres mécanismes pouvaient créer des vitesses de propagation qui dépendent de la richesse de l'environnement K . C'est par exemple le cas lorsque le taux de diffusion de la population est proportionnel à la taille de la population (un cas de migration densité dépendante positive (Murray, 2002)) où $c = \sqrt{rDK}$. Dans les différents modèles que nous avons étudiés, un patron constant est la croissance et la concavité de la vitesse de propagation en fonction de la capacité de charge, avec un effet marginal de K plus faible lorsque K grandit.

40. $\frac{\partial z}{\partial t} = D \frac{\partial^2 z}{\partial x^2} + rz(1 - \frac{z}{K})$ avec $rz(1 - \frac{z}{K})$ la croissance de la population, x la position dans l'espace (1D) et D le coefficient de diffusion (Fisher, 1937; Kolmogorov *et al.*, 1937).

Nous nous sommes penchés sur la généralité de cette dépendance en utilisant des modèles individus centrés simulés dans des paysages en stepping stone. Ces modèles incorporaient soit des effets Allee, une densité dépendance positive du taux de dispersion, ou aucun de ces mécanismes, mais seulement la stochasticité démographique et de migration résultant de l'approche individu centrée (modèle "nul"). Les résultats des simulations ont confirmé la dépendance de la vitesse de propagation en K dans les scénarios avec effets Allee ou dispersion densité dépendante (figure 13 b). Nous retrouvons aussi la relation de concavité impliquant que les variations de K ont plus d'influence lorsque K est petit plutôt que grand. Cette dépendance est aussi présente dans le cas du modèle nul (figure 13 a), ce qui est plus étonnant puisque qu'elle est absente dans le cas du modèle comparable continu (en temps, population et espace, *i.e.* Fisher-KPP). Ici, les échecs de colonisation en lisière de population liés à la stochasticité démographique et/ou de migration sont plus fréquents lorsque les populations sont plus petites et donc plus fréquents lorsque K est petit. La décélération de la vitesse de propagation est néanmoins nettement plus prononcée que dans les autres modèles, si bien que dès que K est suffisamment important la vitesse de propagation converge vers une valeur asymptotique et l'effet de K disparaît.

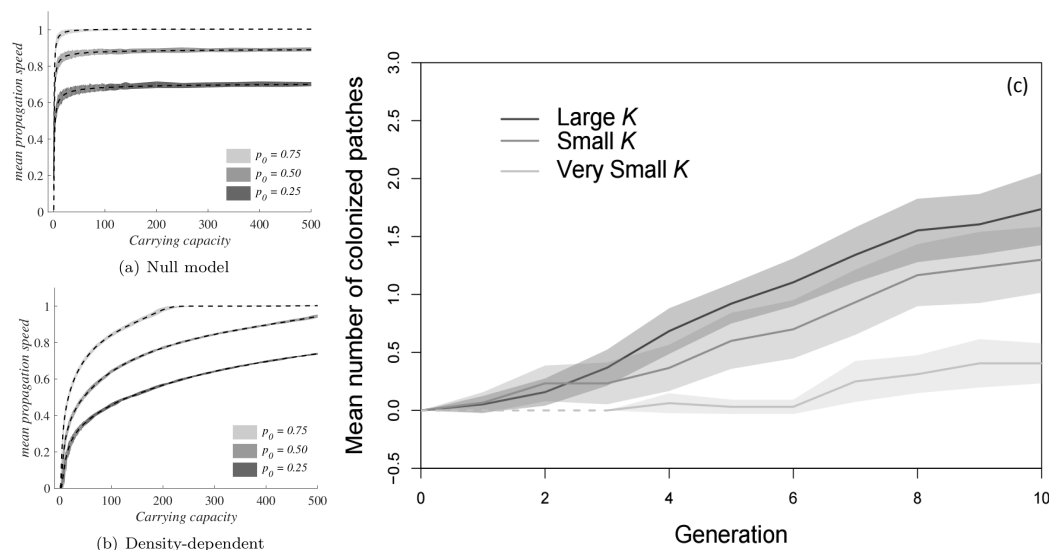


Figure 13 – (a), (b) : résultats des simulations de propagation des populations dans un modèle individu centré sur un paysage en stepping stone. Les vitesses de propagation (moyennes et intervalles de confiance à 99% sur 200 réplicats) des populations sont présentées en fonction de la capacité de charge des patchs. Le panel (a) montre les résultats pour le modèle "nul" (probabilité de dispersion constante et stochasticité de migration); le panel (b) pour le modèle à dispersion dépendante positive; 3 niveaux de dispersion sont présentés dans chacune des figures. (c) : évolution du nombre moyen de patchs parcourus (et de leur intervalle de confiance) des métapopulations de trichogrammes sur 10 générations pour les modalités grande, moyenne et petite capacité de charge (400-450, 150-200 et 70-90 oeufs d'hôtes). La modalité très petit K a été obtenue dans des conditions expérimentales légèrement différentes des deux autres. Adapté depuis (Haond et al., in prep.).

Nous avons mis ces prédictions théoriques à l'épreuve des microcosmes de trichogrammes, en laissant se propager 80 populations dans des paysages en stepping stone plus ou moins riches en hôtes. Les résultats confirment l'association positive entre la vitesse de propagation et la richesse de l'environnement (figure 13 c), bien que nous ayons été relativement conservateurs sur les différences de capacité de charge entre les deux modalités. Une autre expérience a ensuite été réalisée avec un très petit K dans des conditions légèrement différentes, qui a confirmé, sinon amplifié nos conclusions. Des analyses complémentaires ont montré que ces différences de vitesse étaient principalement dues à une migration positivement densité dépendante dans les populations expérimentales.

Ainsi, il existe des mécanismes démographiques qui conduisent à une dépendance entre vitesse de propagation d'une population et richesse de son environnement. Cet effet de la capacité

de charge implique que la vitesse de propagation est, pour partie au moins, déterminée par les individus situés au cœur de la population et dont la densité est proche de K . Ainsi les patrons de propagation dont les vitesses sont influencées par la capacité de charge sont poussés au sens de Stokes (1976), à la différence des patrons tirés dont la dynamique ne dépend que des individus en lisière de population, comme dans le modèle de Fisher-KPP. Observer des différences de vitesse de propagation d'une population selon la richesse de l'environnement pourrait donc être un indicateur de la nature tirée ou poussée du patron de propagation des populations en expansion. Cette nature a des répercussions importantes sur les méthodes permettant de favoriser ou contrôler leur propagation. Par exemple, Tanaka *et al.* (2017) ont récemment montré que diminuer localement la richesse de l'environnement, créer des zones tampon ou des barrières, même imparfaites, à la propagation sont des méthodes qui permettent de stopper une population en expansion si elle suit un patron poussé, alors que ce n'est pas le cas si elle suit un patron tiré.

Collaborations :

- E. Vercken, BPI ISA, INRA, CNRS Université Côte d'Azur.
- L. Roques, BioSP, INRA Avignon.

Encadrement d'Étudiants :

- M. Haond. (2015-) Causes et conséquences des fronts de colonisation poussés : théorie et applications à un système expérimental hôte-parasitoïde. Co-direction de la thèse avec E. Vercken et L. Roques.
- M. Haond (2015). Influence de la qualité du milieu sur la vitesse de propagation des espèces : approche théorique et expérimentale. Co-encadrement du stage avec E. Vercken et T. Morel Journal. *Master 2, Ecologie, Evolution, Biométrie Université de Lyon*.
- T. Morel Journal. (2012-2015) Stratégies d'introduction d'organismes dans un environnement spatialement structuré. Co-direction de la thèse avec E. Vercken.

Projets associés :

- TripTic : Trichogramma for plant protection : Pangenomics, Traits, and establishment Capacities. Projet porté par J-Y. Rasplus. Grand défi sociétal "Sécurité alimentaire et démographique" de l'ANR. 2014-2018.

Conclusion

Les travaux que j'ai décrits dans cette section nous ont permis de développer un système expérimental couplé à une plate-forme de modélisation qui forme un ensemble cohérent permettant de produire des prédictions théoriques sur les dynamiques spatio-temporelles des populations et de les tester expérimentalement. Dans un contexte de biologie de l'introduction, cela nous a entre autres permis de mettre en évidence l'influence de la connectivité du site d'introduction sur la probabilité pour une population de réussir à s'établir, ou d'explorer les liens entre richesse de l'environnement et vitesse de propagation des populations. Parmi les systèmes écologiques de laboratoire promus dans la littérature comme candidats pour tester les hypothèses produites par des approches théoriques, beaucoup concernent des microorganismes (Altermatt *et al.*, 2015; Friedman et Gore, 2017). L'originalité du système trichogramme présenté ici est multiple : aspect modulaire qui permet une grande souplesse dans les questions posées, étude de toutes petites populations où la stochasticité joue à plein⁴¹, proximité au sein de notre laboratoire d'une collection d'espèces de trichogrammes aux propriétés démographiques variées (mode de reproduction, densité dépendance, type de migration, etc.). Ces caractéristiques permettent d'envisager d'aborder différentes questions aux carrefours de l'écologie, de l'évolution et de la modélisation. Cela commence par la poursuite de la thèse de Marjorie, dans laquelle nous cherchons en ce moment à tester expérimentalement la possibilité de "range pinning" que prédit la théorie de Keitt *et al.* (2001).

41. Ce qui est plus difficile avec les microorganismes.

Dynamique des populations en environnement saisonnier

Winter is coming.

A Game of Thrones. G.R.R. Martin.

Comme de nombreux écosystèmes naturels, une grande partie des agroécosystèmes est confrontée à une forte saisonnalité qui se traduit par l'absence cyclique des producteurs primaires. Elle peut être liée à la saisonnalité de l'environnement en soit, avec l'alternance des hivers et des étés en régions tempérées qui entraîne la chute des feuilles des végétaux pérennes caducs, ou liée aux plantations suivies de récoltes qui rythment les dynamiques de nombreux espaces agricoles. Cette caractéristique, qui impose des goulots d'étranglement majeurs aux communautés qui dépendent des plantes pour leur développement et leur survie, peut avoir des conséquences écologiques et évolutives importantes.

Les connaissances acquises autour des modèles semi-discrets m'ont permis de développer en collaboration de nouvelles questions sur l'étude des dynamiques d'organismes inféodés aux plantes dans les agroécosystèmes, au cours de l'alternance entre saisons de culture et périodes inter-cultures. C'est tout d'abord avec Frédéric Hamelin⁴² d'Agrocampus Ouest que nous nous sommes intéressés aux dynamiques et à l'évolution des épidémies des maladies des plantes dans des environnements saisonniers. En parallèle, avec Valérie Lemesle, nous avons étudié l'influence du déploiement saisonnier de plantes biocides sur les pullulations de ravageurs agricoles. Ces travaux ont par la suite débouché sur une collaboration avec Frédéric Fabre⁴³, alors à l'INRA d'Avignon, portant sur des questions liées au déploiement de plantes résistantes dans la lutte contre les maladies à virus. Par ailleurs, avec Frédéric G., nous avons développé quelques travaux à l'interface entre écologie comportementale et dynamique des populations, visant à mieux comprendre les stratégies d'histoire de vie de consommateurs et leur influence sur les dynamiques consommateurs-ressources en environnement saisonnier.

Tous ces travaux reposent sur l'utilisation de modèles semi-discrets, dans lesquels la partie en temps continu modélise les interactions entre les pathogènes/parasites et les plantes au cours de la saison. La partie en temps discret décrit, elle, le passage de l'hiver, associé généralement à une mortalité des parasites et à la reconstitution de la population d'hôtes liée à la plantation en début de saison de culture. A ma connaissance Levins et Wilson (1980)⁴⁴ ont été les premiers à proposer un tel cadre de modélisation pour décrire les dynamiques d'un ravageur agricole, et Shaw (1994) le premier à l'utiliser pour décrire une épidémie de maladie des plantes.

Epidémiologie et évolution des pathogènes de plantes

C'est en 2009, sur l'impulsion de Frédéric H., que nous avons commencé à nous intéresser aux conséquences de la saisonnalité sur les dynamiques écologiques et évolutives des pathogènes de plantes. Nous faisons l'observation qu'avec le développement des méthodes d'identification moléculaire, il devenait de plus en plus apparent que beaucoup de maladies des plantes étaient provoquées non pas par un pathogène en particulier, mais par des complexes d'espèces apparentées (Fitt *et al.*, 2006). Cette co-existence de plusieurs pathogènes peut s'expliquer par différents mécanismes écologiques comme la spécialisation sur un hôte particulier, le partage de l'espace ou le partage du temps (Amarasekare, 2003). Les deux premiers mécanismes ont reçu beaucoup d'attention en écologie évolutive mais expliquent difficilement la co-existence de pathogènes sur une même plante hôte. Le partage du temps, quant à lui, avait été moins étudié. Néanmoins, certains résultats théoriques indiquaient que la variabilité de l'environnement permettaient la co-existence

42. Frédéric H.

43. Frédéric F.

44. Remerciements à Vincent Calcagno pour m'avoir pointé la référence !

entre des espèces qui ne co-existeraient pas en environnement constant (Armstrong et McGehee, 1980; Cushing, 1980; Chesson et Warner, 1981).

La saisonnalité, combinée aux pratiques agricoles, en générant un environnement variable où les plantes hôtes sont absentes une partie de l'année, crée les conditions pour un possible partage du temps entre les pathogènes, avec, par exemple, des spécialistes du début ou de la fin de saison, ou des spécialistes de la survie en l'absence de l'hôte ou de la multiplication sur l'hôte. Néanmoins, les études théoriques en construction sur le sujet concluaient alors que la saisonnalité ne permettait pas d'expliquer la co-existence, ni comment la diversification aurait pu survenir (van den Berg *et al.*, 2010, 2011).

Le sujet a vraiment pris corps début 2010 lors du stage de Master 2 de Magda Castel, étudiante à l'Université de Rennes 1, que Frédéric H. et moi avons co-encadrée. Magda a ensuite poursuivi en thèse sous notre co-encadrement, sur financement du département SPE de l'INRA et de la région Bretagne.

Saisonnalité, co-existence et branchement évolutif chez les pathogènes de plantes

Le cycle de vie typique d'un pathogène de plante en environnement saisonnier comprend deux phases principales : la phase de survie, où le pathogène prend une forme libre qui lui permet de pallier l'absence de plante hôte durant l'hiver, et la phase épidémique, durant laquelle le pathogène se multiplie et se transmet en parasitant son hôte. Cette phase épidémique est elle-même caractérisée par les infections primaires, causées par l'infection des plantes initiée par les formes de survie en début de saison, et les infections secondaires, liées aux contaminations de plante à plante au cours de l'épidémie. Le cycle s'achève par la production de formes de survie pour affronter l'absence de l'hôte durant l'hiver qui suit (Figure 14). Une très grande partie des pathogènes de plantes en milieu saisonnier suit ce schéma général, depuis des oomycètes, certains champignons phytopathogènes, des nématodes phytopathogènes ou même certains insectes dont le mode de parasitisme des plantes se rapproche des maladies, comme par exemple les pucerons (Agrios, 2005; Castel, 2013). La complexité de ce type de cycle de vie induit des représentations mathématiques mécanistes qui peuvent être alambiquées (Madden et Van den Bosch, 2002), bien que d'autres représentations plus simples ont aussi été proposées (Madden *et al.*, 2007; van den Berg *et al.*, 2010, 2011).

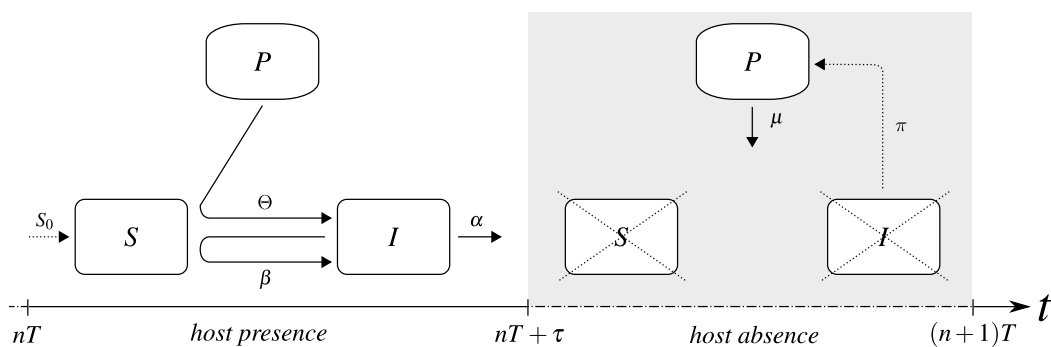


Figure 14 – Diagramme compartimental des modèles saisonniers en épidémiologie des plantes au cours des phases épidémiques ($t \in (nT, nT + \tau]$) et de survie ($t \in (nT + \tau, (n+1)T]$). Le compartiment P représente les formes de survie, S les plantes susceptibles et I les plantes infectées. Les lignes pleines durant la phase épidémique représentent les infections primaires et secondaires (paramètres Θ et β , respectivement) et le taux de mortalité lié à l'infection (α), et, pendant la période de survie, la mortalité des formes de survie (μ). La ligne pointillée durant la phase épidémique représente la plantation d'une nouvelle culture (S_0), et durant la phase de survie la production de formes de survie (π). Reproduit depuis (Hamelin *et al.*, 2011).

Un des premiers travaux que nous avons conduits a été de montrer les liens entre les modèles les plus mécanistes et les modèles les plus simples. Nous nous sommes intéressés à deux classes

de pathogènes, dits "airborne" et "soilborne", selon le mode opératoire des infections primaires. Dans le modèle airborne, les formes de survie libèrent en début de saison des spores qui sont relâchés dans l'environnement indépendamment de la présence ou non de l'hôte⁴⁵. Dans le modèle soilborne, les infections primaires sont causées par un inoculum primaire qui n'est relâché dans l'environnement qu'en présence de l'hôte⁴⁶.

Nous nous sommes basés sur des versions adaptées des modèles semi-discrets mécanistes proposés par Madden et Van den Bosch (2002). Pour le modèle airborne nous obtenions par exemple pour la phase épidémique, *i.e.* $t \in (nT, nT + \tau]$ ⁴⁷ :

$$\begin{aligned}\dot{P} &= -\Lambda P, \\ \dot{S} &= -\Theta PS - \beta SI, \\ \dot{I} &= +\Theta PS + \beta SI - \alpha I.\end{aligned}\tag{15}$$

Les notations correspondent au schéma présenté Figure 14. La phase de survie est agrégée dans une équation discrète qui résume production des formes de survie en fin de saison, mortalité hivernale et opérations agronomiques d'arrachage et de replantation :

$$\begin{aligned}P((n+1)T) &= (P(nT + \tau) + \pi I(nT + \tau)) e^{-\mu(T-\tau)}, \\ S((n+1)T) &= S_0, \\ I((n+1)T) &= 0.\end{aligned}\tag{16}$$

Nous avons supposé qu'il existait une différence d'échelles de temps entre infections primaires et secondaires, les premières ayant lieu en début de saison et étant potentiellement plus rapides. Dans Mailleret *et al.* (2012) nous montrons, en appliquant des techniques de type lent-rapide (Auger *et al.*, 2008), que les dynamiques du modèle (15,16) peuvent être assez bien approximées par le modèle suivant pour la phase épidémique (*i.e.* $t \in (nT, nT + \tau]$) :

$$\begin{aligned}\dot{S} &= -\beta SI, \\ \dot{I} &= \beta SI - \alpha I,\end{aligned}$$

couplé aux équations récurrentes suivantes, qui décrivent les densités de plantes saines et infectées après les infections primaires :

$$\begin{aligned}S((n+1)T^+) &= S_0 \exp\left(\frac{-\Theta \pi e^{-\mu(T-\tau)}}{\Lambda} I(nT + \tau)\right), \\ I((n+1)T^+) &= S_0 \left(1 - \exp\left(\frac{-\Theta \pi e^{-\mu(T-\tau)}}{\Lambda} I(nT + \tau)\right)\right).\end{aligned}$$

Le modèle soilborne est structurellement identique au modèle airborne (15,16), excepté la déplétion des formes de survie au cours des infections primaires qui ici dépendent de la présence des plantes hôtes. Ainsi la première équation de (15) devient $\dot{P} = -\Xi PS$. En reprenant l'analyse lent-rapide pour trouver un modèle agrégé plus simple, nous retrouvons le modèle proposé par Madden *et al.* (2007) et van den Berg *et al.* (2011), qui est identique au modèle agrégé airborne, à la partie discrète prête. A la place des deux équations non linéaires décrivant les densités post infections primaires, deux équations essentiellement linéaires⁴⁸, la densité de plantes hôtes infectées post infection primaire étant directement proportionnelle à la densité de plantes hôtes infectées à la fin de la saison précédente.

Les modèles airborne et soilborne agrégés partagent de nombreuses ressemblances dans les propriétés et les dynamiques qu'ils produisent. Par exemple le modèle airborne se réduit au modèle soilborne lorsque Θ/Λ est petit ou lorsque μ est grand. Ils sont tous deux caractérisés par des nombres de reproduction de base R_0 similaires, produisent des dynamiques T -périodiques qui se ressemblent. Enfin, leurs dynamiques transitent vers le chaos par une cascade de bifurcations par

45. Ce mode de fonctionnement est caractéristique de nombreuses maladies des plantes aériennes, comme par exemple le mildiou de la pomme de terre, causé par l'oomycète *Phytophthora infestans*.

46. Ce mode de fonctionnement est plutôt caractéristique des maladies telluriques, comme par exemple les épidémies de nématodes à kyste.

47. τ désigne la durée de la saison de culture et T la durée de l'année.

48. En fait nous montrons dans Mailleret *et al.* (2012) qu'elles sont linéaires saturées pour conserver la positivité des trajectoires, à la différence du modèle de van den Berg *et al.* (2011).

doublement de période similaire lorsque le nombre de formes de survie produit par plante infectée augmente (Mailleret *et al.*, 2012).

Cependant, une différence majeure entre les deux modèles est liée à la non-linéarité des équations récurrentes donnant les densités de plantes post infections primaires dans le modèle airborne, par comparaison à la linéarité du modèle soilborne. Lorsque l'on considère non pas un unique pathogène, mais la co-existence entre deux types de pathogènes, cette linéarité se traduit par des simplifications qui conduisent à un principe d'exclusion compétitive où seul un des deux types de pathogènes est à même de survivre sur le long terme (van den Berg *et al.*, 2011). A l'inverse, la non-linéarité présente dans le modèle soilborne prévient cette simplification et se traduit par la co-existence possible de divers types de pathogènes sur un seul hôte. La Figure 15 (a-b) illustre cette co-existence par partage du temps sur un couple de pathogènes dont l'un est spécialisé dans les infections primaires et la survie hivernale, et l'autre est spécialisé dans les infections secondaires.

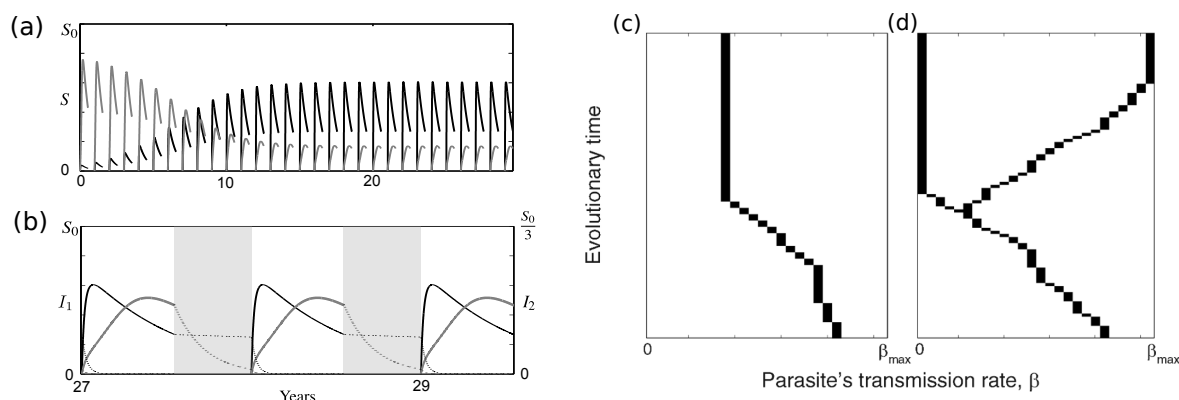


Figure 15 – (a) : illustration de la possible co-existence de deux lignées de pathogènes dans le modèle d'épidémies airborne; densité de plantes parasitées par les pathogènes au cours des saisons de culture. (b) : zoom sur les trois dernières saisons, les traits pointillés illustrent les dynamiques des formes de survie au cours de l'intersaison, représentée ici en ombre grisée. (c-d) : dynamique évolutive du taux de transmission β sous un compromis évolutif entre survie hivernale et taux d'infections secondaires $\mu(\beta)$. Lorsque le compromis est convexe, β converge vers une CSS (c), lorsqu'il est concave, l'évolution conduit à un branchement évolutif. Adapté depuis (Mailleret *et al.*, 2012; Hamelin *et al.*, 2011).

Dans une étude compagne, nous avons cherché à comprendre si la co-existence entre pathogènes était une conséquence possible d'un processus évolutif (Hamelin *et al.*, 2011). Nous avons conduit une étude de Dynamique Adaptative (Geritz *et al.*, 1998; Dercole et Rinaldi, 2008) sur le modèle agrégé airborne⁴⁹. Nous avons pris pour hypothèse l'existence d'un compromis évolutif entre la survie à l'hiver et la transmission de plante à plante lors des infections secondaires, sous la forme d'une relation croissante $\mu(\beta)$ entre le taux de mortalité hivernale et le taux de transmission. Ce type de compromis a été observé chez plusieurs espèces de pathogènes de plantes (Carson, 1998; Abang *et al.*, 2006; Sommerhalder *et al.*, 2011). Nous montrons analytiquement que, lorsque le compromis $\mu(\beta)$ est convexe, le couple de traits évolue vers une valeur positive qui est évolutionnairement stable (continuously stable strategy, CSS). Par contre si le compromis est concave, il existe des situations paramétriques où l'évolution est susceptible de créer de la diversification des phénotypes. Deux types de pathogènes apparaissent et co-existent, l'un se spécialisant sur la survie à l'hiver en sacrifiant les infections de plantes à plantes (une maladie dite monocyclique), l'autre se concentrant sur les infections secondaires (polycyclique) au détriment de la survie à l'hiver. Un possible exemple de cette divergence évolutive pourrait être le couple de pathogènes apparentés *Mycosphaerella brassicicola* et *Mycosphaerella capsellae* qui sont respectivement responsables chez le colza d'une maladie monocyclique et d'une maladie polycyclique qui peuvent coexister sur la même plante (Fitt *et al.*, 2006).

Les deux articles (Mailleret *et al.*, 2012) et (Hamelin *et al.*, 2011) sont à ma connaissance les

49. Sur le plan méthodologique, il s'agit à ma connaissance de la première étude de Dynamique Adaptative sur un modèle semi-discret.

deux premières études ayant permis d'identifier des principes théoriques⁵⁰ susceptibles d'expliquer la diversification et la co-existence de parasites de plantes dans les systèmes de cultures marqués par la saisonnalité.

Au cours du projet ANR Funfit, nous avons eu la possibilité de mettre cette approche théorique en relation avec des expérimentations dédiées sur l'oïdium du chêne caduque, en collaboration avec Marie-Laure Desprez Lousteau de l'UMR Biogeco à Bordeaux. Mougou *et al.* (2008) rapportent que cette maladie peut être causée par deux agents pathogènes proches mais distincts, *Erysiphe alphitoides* et *Erysiphe quercicola*. Ces pathogènes peuvent co-exister dans les mêmes plantations au cours d'une saison, avec *E. quercicola* qui est très majoritaire en début de saison et *E. alphitoides* qui l'est lui en fin de saison (Feau *et al.* (2012), Figure 16). Ce type de pattern fait penser aux spécialisations sur la survie ou les infections secondaires prédites par le modèle présenté plus haut ; par ailleurs les inversions de fréquence des pathogènes parmi les occurrences des maladies sont aussi possible dans ce modèle (Mailleret *et al.*, 2012). Marie Laure a réalisé une série d'expériences complémentaires à celles de Feau *et al.* (2012), avec un suivi longitudinal au cours de la saison d'une parcelle de régénération de jeunes chênes, combiné à un génotypage des lésions afin de suivre la fréquence relative des deux pathogènes. La calibration du modèle de type airborne sur ces données est satisfaisante, ce qui montre une bonne adéquation avec les hypothèses malgré les nombreuses simplifications sous-jacentes (Figure 16). Ainsi, bien que cela ne le démontre pas, cela renforce l'hypothèse que la variabilité temporelle induite par la saisonnalité de la présence du feuillage joue un rôle dans la co-existence des deux pathogènes responsable de l'oïdium du chêne. Par conséquent, il semble que ce complexe de pathogènes fournisse l'un des rares exemples de co-existence par partage du temps à l'échelle de la saison (Hamelin *et al.*, 2016).

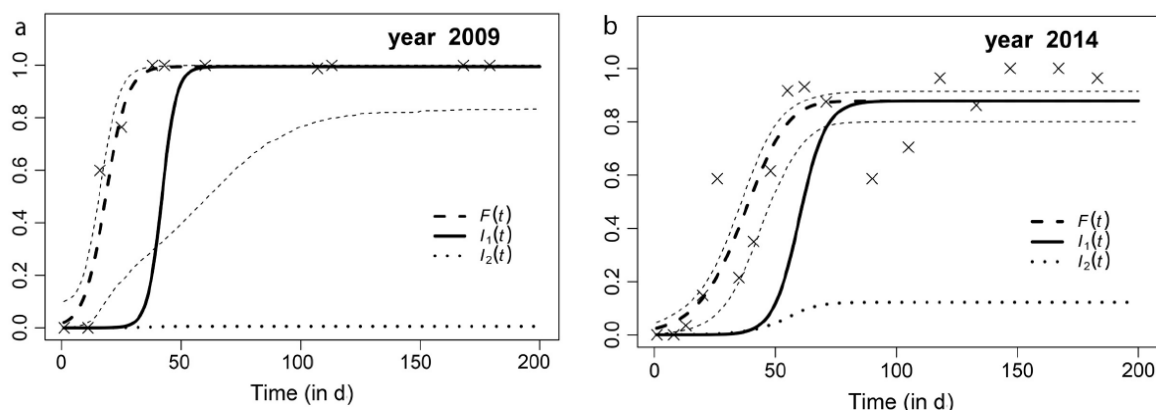


Figure 16 – Ajustement du modèle aux données de fréquence de *E. alphitoides* relativement à *E. quercicola* au cours de (a) : l'année 2009 (Feau *et al.*, 2012) et de (b) l'année 2014. Les croix représentent les mesures de ces fréquences, la ligne en tirets la fréquence $F(t)$ prédite par le modèle avec un intervalle de confiance à 95% (tirets fin). Les dynamiques prédites de $I_1(t)$ et de $I_2(t)$ sont aussi représentées. Adapté depuis (Hamelin *et al.*, 2016).

Evolution du polymorphisme chez les phytopathogènes à reproduction parthénogénétique cyclique

La thèse de Magda, qui a débuté en lien étroit avec les travaux présentés dans la section précédente, s'est poursuivie sur l'étude de l'influence du mode de production des formes de survie hivernale, en collaboration avec Virginie Ravigné, chercheuse au CIRAD. Chez certains organismes, la production de formes de survie est le résultat d'une phase de reproduction sexuée alors que la

50. Ici la densité-dépendance dans les infections primaires combinée à l'existence d'un compromis survie - transmission convexe.

reproduction au cours des périodes favorables est parthénogénétique⁵¹. Ce mode de reproduction particulier qui intercale des épisodes de reproduction sexuée à l'intérieur d'un cycle basé sur une sorte de clonalité est appelé parthénogenèse cyclique. Il est assez fréquent chez les parasites de plantes, comme par exemple chez de nombreuses espèces de pucerons. Chez les champignons phytopathogènes, la parthénogenèse cyclique a été identifiée comme mode de reproduction chez certaines populations de *Lepstosphera maculans*, le responsable du phoma du colza, ainsi que dans certaines populations de *Melampsora larici-populina*, pathogène responsable de la rouille du blé (Castel, 2013).

Lors de la création d'une forme de survie par reproduction sexuée, le pathogène subit un challenge démographique dans le fait de réussir à s'apparier avec un partenaire sexuel compatible. Cet effet Allee élémentaire de reproduction est susceptible de se transcrire en effet Allee démographique fort⁵². Par ailleurs, cela implique aussi qu'au cours d'un cycle, le pathogène alterne des phases de densité dépendance négative, au cours de la phase épidémique dans la compétition pour les hôtes sains, et des phases de densité dépendance positive lors de la création des formes de survie. Cette alternance est susceptible d'avoir une influence importante sur l'évolution des modes de reproduction.

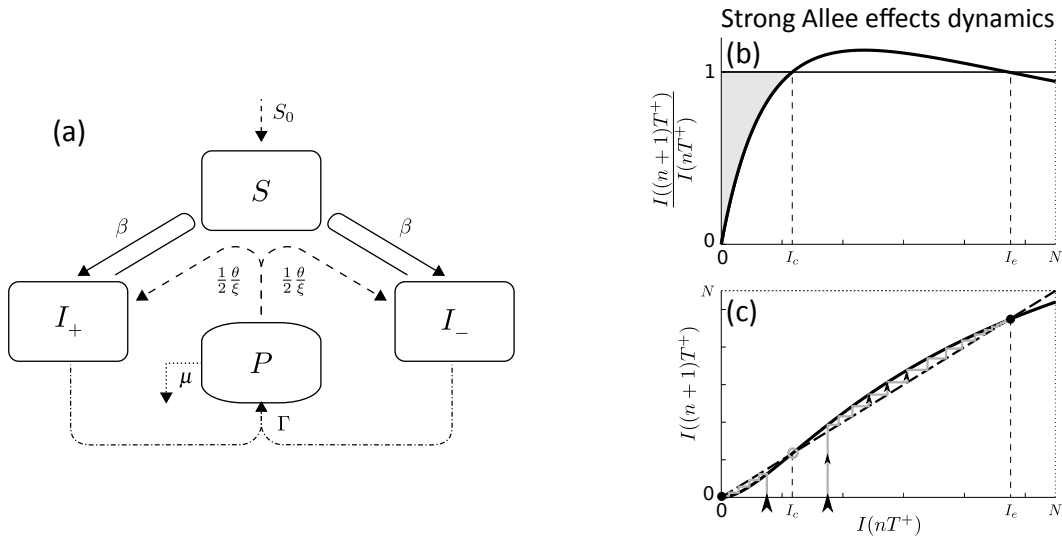


Figure 17 – (a) Schéma compartimental du modèle de Castel *et al.* (2013). Les notations sont similaires à celles de la figure 14. Les infections primaires sont représentées par les tirets, les infections secondaires par les lignes pleines, la création des formes de survie par les lignes pointillées/tirets, et la mortalité hivernale en traits pointillés. (b) Taux de croissance cumulé sur un cycle saisonnier complet en fonction de la taille de la population au début de la saison précédente. Mise en évidence d'un effet Allee démographique fort pour $I < I_c$. (c) Diagramme en toile d'araignée $I((n+1)T^+)$ en fonction de $I(nT^+)$ illustrant l'extinction ou la persistance de l'épidémie selon la position de la condition initiale par rapport à I_c . Adapté depuis (Castel *et al.*, 2013).

Pour explorer les conséquences démographiques et évolutives de la parthénogenèse cyclique chez les pathogènes de plantes en environnement saisonnier, nous avons adapté le modèle de van den Berg *et al.* (2011) pour prendre en compte la présence de deux types sexuels différents, I_+ et I_- chez le pathogène (Castel *et al.* (2013), Figure 17 (a)). Par ailleurs nous avons pris en compte le fait que la production de formes de survie P nécessitait l'appariement de deux infections de type sexuel différent par l'équation bilinéaire :

$$P(nT + \tau^+) = \Gamma I_+(nT + \tau) I_-(nT + \tau).$$

51. Mode de reproduction où le descendant est formé sur la base de la division d'un unique gamète sexuel, sans fécondation par un autre gamète comme c'est le cas dans la reproduction sexuée.

52. Ces effets Allee forts sont par exemple suspectés chez les pathogènes *Mycosphaerella graminicola*, responsable de la septoriose du blé, (Shaw, 2008) ou chez *Tilletia indica*, responsable de la carie du blé (Garrett et Bowden, 2002).

Enfin, pour simplifier l'analyse mathématique, nous avons supposé $\alpha = 0$. En compactant la phase de survie, nous avons abouti au modèle suivant :

$$\begin{aligned} \dot{I} &= \beta(S_0 - I)I, \quad \forall t \in (nT, nT + \tau), \\ I((n+1)T^+) &= \frac{\theta \Gamma e^{-\mu(T-\tau)}}{4\xi} (I(nT + \tau))^2, \end{aligned}$$

avec $I_+ = I_- = I/2$.

L'analyse de ce modèle montre que ses dynamiques sont, selon les valeurs des paramètres, soit caractérisées par (i) l'extinction globale de la population pour toutes les conditions initiales, soit par (ii) l'existence d'une densité seuil I_c qui sépare les dynamiques de persistance et d'extinction à la manière d'un effet Allee démographique fort (Figure 17 (b,c)).

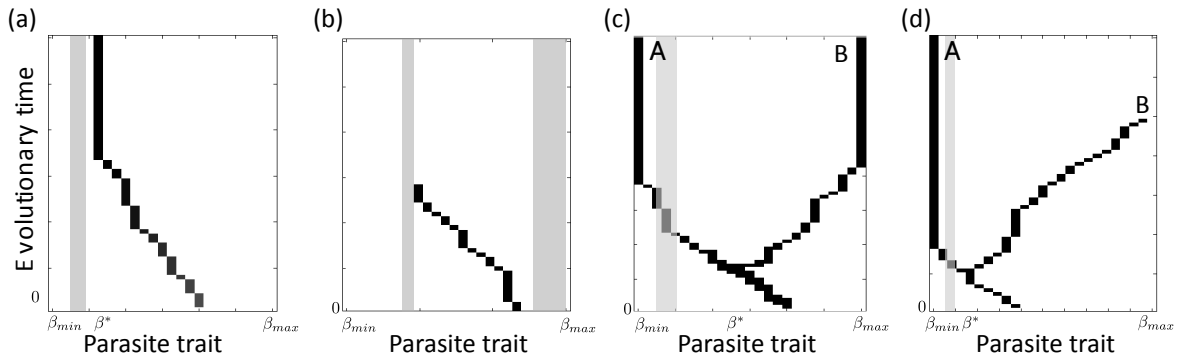


Figure 18 – Diagrammes évolutifs décrivant l'évolution du trait β dans le modèle de parthénogénèse cyclique. (a) Convergence de la stratégie vers une CSS. (b) Suicide évolutif. (c) Branchement évolutif et co-existence de deux morphes spécialisés. (d) Branchement évolutif suivi d'un meurtre évolutif du morphe investissant le moins dans la survie des formes issues de la reproduction sexuée. Adapté depuis (Castel *et al.*, 2013).

En suivant une démarche de Dynamique Adaptative, nous avons étudié l'évolution des modes de reproduction sous l'hypothèse d'un compromis entre survie des formes sexuées et infections secondaires via la reproduction parthénogénétique de type $\mu = f(\beta)$ (Castel *et al.*, 2013). Différents scénarios évolutifs sont possibles. Le plus simple est la convergence de la stratégie de reproduction vers un équilibre évolutif évolutionnairement stable typique d'une parthénogénèse cyclique, en combinant à la fois parthénogénèse et reproduction sexuée (Figure 18 (a)). Néanmoins dans les diagrammes d'évolution apparaissent des zones où la stratégie de reproduction suivie conduit la population à son extinction (zones grises dans les sous-figures 18). Pour d'autres valeurs de paramètres d'autres scénarios évolutifs apparaissent. Lorsque le processus de mutation-invasion-compétition-fixation tend à conduire la stratégie de reproduction dans cette zone, la population s'éteint alors et on assiste à un "suicide évolutif" (Parvinen (2005), Figure 18 b). Comme en l'absence de reproduction sexuée, des scénarios de branchement évolutif sont aussi possibles (Figure 18 (c,d)) et sont aussi déterminés par la concavité du compromis mortalité transmission $\mu = f(\beta)$. Le branchement peut conduire à la survie à long terme de deux variants (Figure 18 (c), l'un (A) spécialisé dans la voie de reproduction sexuée et l'autre (B) dans les infections parthénogénétiques de la phase épidémique. Mais un scénario alternatif est aussi possible, celui du "meurtre évolutif" (Parvinen, 2005), où, après branchement et divergence des stratégies, le variant B finit par disparaître au profit exclusif du variant A, spécialisé dans la reproduction sexuée et la survie. Cet article a permis de proposer une nouvelle hypothèse concernant l'influence de la densité dépendance positive sur l'émergence et le maintien du polymorphisme du mode de reproduction chez les pathogènes de plantes, comme observé chez *M. lacini-populina* (Xhaard *et al.*, 2011).

Les différentes recherches conduites au cours et autour de la thèse de Magda ont permis de mettre en valeur l'importance potentielle de la saisonnalité non seulement dans l'écologie mais aussi dans l'évolution des pathogènes et maladies des plantes. Nous avons notamment mis en évidence comment l'enchaînement de différentes phases de densité dépendance des dynamiques au cours du cycle saisonnier peut ouvrir la voie à la diversification évolutive. Ainsi dans (Hamelin *et al.*,

2011), c'est l'alternance entre deux modes de densité dépendance négative⁵³ au cours des infections primaires et secondaires qui rend possible le branchement. Dans (Castel *et al.*, 2013) c'est cette fois l'alternance entre densité dépendance négative et positive qui permet la diversification. Une des questions ouvertes par ces travaux est de savoir si l'alternance temporelle de ces phases de densité dépendance est nécessaire ou si leur co-occurrence peut aussi conduire aux mêmes types de scénarios évolutifs. Nous avons commencé à explorer cette question sur un modèle d'une maladie des plantes en environnement tropical⁵⁴ avec Virginie, Valérie et Frédéric H., les premiers résultats semblant indiquer que la simple co-occurrence suffit à une diversification stable (Ravigné *et al.*, 2017).

Collaborations :

- Frédéric M. Hamelin, IGEPP, INRA Rennes & Agrocampus Ouest.
- Marie-Laure Desprez-Loustau, Biogeco, INRA Bordeaux.
- Frédéric Fabre, SAVE, INRA Bordeaux.
- Virginie Ravigné, PVBMT, CIRAD Saint Pierre de la Réunion.

Encadrement d'Étudiants :

- Magda Castel (2010-2013). Ecologie et évolution théoriques des parasites de plantes annuelles. Co-encadrement de la thèse avec F.M. Hamelin. Direction : D. Andrivon. *Ecole Doctorale VAS, Université de Rennes I.*
- Anne Bisson (2014) La séparation temporelle de niche à l'échelle de la saison : l'oïdium du chène comme modèle biologique. Co-encadrement du stage avec F. Hamelin, M.L. Loustau et F. Fabre. *Master 2 Biodiversité, Écologie, Évolution, Université de Rennes 1.*
- Magda Castel (2010). Plant pathogens life history evolution : insights from semi-discrete epidemic models with a focus on *Phytophthora infestans*. Co-encadrement du stage avec F. M. Hamelin. *Master 2 Biologie Agro Santé, Université de Rennes 1.*

Publications associées :

- * Hamelin F.M., M. Castel, S. Poggi, D. Andrivon and L. Mailleret. Seasonality and the evolutionary divergence of plant parasites. *Ecology*, Vol. 92, pp. 2159-2166, 2011.
- * Mailleret L., M. Castel, J. Montarry and F.M. Hamelin. From elaborate to compact seasonal plant epidemic models and back : is competitive exclusion in the details? *Theoretical Ecology*, Vol. 5-3, pp. 311-324, 2012.
- * Castel M., L. Mailleret, D. Andrivon, V. Ravigné and F.M. Hamelin. Allee effects and the evolution of polymorphism in cyclic parthenogens. *The American Naturalist*, Vol. 183, pp. E75-E88, 2014.
- * Hamelin F.M., Bisson A., Desprez-Loustau M.L., Fabre F. and Mailleret L. Temporal niche differentiation of parasites sharing the same plant host : oak powdery mildew as a case study. *Ecosphere*, Vol 7-11 :e01517.

Projets associés :

- Coexistence d'espèces cryptiques par différenciation temporelle de niches écologiques. Projet porté par F. Hamelin et M-L. Desprez-Loustau. *Financé par le Département SPE de l'INRA.* 2013-2015.
- FunFit : a trait-based approach linking individual Fitness of Fungal plant pathogens to ecological strategies. Projet porté par P. Frey. *Programme Blanc de l'ANR.* 2013-2018.

Déploiement de plantes résistantes pour lutter contre les parasites et les maladies des plantes

L'utilisation de variétés de plantes spécialement choisies pour leurs propriétés de résistance ou de suppression des parasites et maladies des plantes est une composante importante d'une

53. Explicite ou médiée par la compétition pour les hôtes sains

54. *i.e.* non saisonnier, ou en environnement constant

protection des cultures plus économe en pesticides. Néanmoins le déploiement large de variétés résistantes dans le temps et dans l'espace conduit souvent à l'émergence de phénotypes de parasites ou pathogènes dits virulents, sur lesquels la résistance de la plante n'a plus d'effet (McDonald et Linde, 2002; García-Arenal et McDonald, 2003)⁵⁵. Il est donc crucial de proposer des stratégies d'utilisation des variétés résistantes permettant de garantir la durabilité de la résistance, c'est à dire son efficacité sur le long terme, en dépit de son utilisation pour contrôler les ennemis des plantes (van den Bosch et Gilligan, 2003). Une possibilité pour mieux utiliser les résistances est de tenter de tirer parti des coûts de fitness qui sont souvent associés chez les ennemis des plantes au gain de virulence (Leach *et al.*, 2001; Sacristán et García-Arenal, 2008).

J'ai tout d'abord abordé le sujet avec une étude que nous avons conduite avec Valérie sur le déploiement de refuges temporels et spatiaux pour limiter l'émergence de ravageurs adaptés à un cultivar toxique. Peu après, nous avons noué une collaboration avec Frédéric F., autour de la question du déploiement durable de plantes résistantes à des virus responsables de maladies des plantes.

Refuges temporels et spatiaux et évolution des ravageurs en réponses aux plantes toxiques

Cette étude était centrée sur les plantes toxiques, avec pour modèle d'étude des agrosystèmes sud sahariens qui alternent des cultures maraichères et des cultures de coton. L'utilisation de cultivars de type coton Bt, génétiquement modifiés pour exprimer des toxines bactériennes qui tuent les lépidoptères ravageurs, était alors envisagé⁵⁶. Ces cultivars pouvaient apporter une solution alternative aux pesticides pyréthrénoïdes utilisés jusqu'alors et qui perdaient en efficacité du fait de l'apparition de résistances chez les ravageurs ciblés (Nibouche *et al.*, 2007). Néanmoins, l'évolution de résistances aux toxines exprimées par les plantes est aussi fréquente lors de l'utilisation de plantes Bt (Tabashnik *et al.*, 2008). L'approche usuelle exploite la récessivité des allèles de résistance et prône la création de zones refuges, permettant à des ravageurs non porteurs d'un allèle de résistance de se développer. Si une mutation conduisant à la résistance apparaît, l'individu porteur de la résistance en se croisant avec un individu non porteur issu du refuge, ne peut avoir de descendance homozygote à l'allèle de résistance, i.e. l'ensemble de sa descendance est toujours sensible à la toxine (Alstad et Andow, 1995). Par ailleurs, l'acquisition de la résistance par les ravageurs se traduit aussi par des coûts qui freinent leur développement sur les plantes non-toxiques (Bird et Akhurst, 2007).

Nous avons proposé un modèle simple de ces dynamiques, en nous concentrant non pas sur l'aspect génétique, qui avait été largement abordé, mais sur l'aspect coûts de fitness. Une des questions principales que nous avons cherché à évaluer était l'apport de refuges dans l'espace (une culture simultanée de plantes toxiques et non toxiques), et dans le temps (alternance avec une culture non-toxique, typiquement une culture maraichère) pour maîtriser le contournement, même en absence du mécanisme génétique décrit ci-dessus.

En dénotant N_S et N_R les populations de ravageurs respectivement sensibles et résistants à la toxine, nous avons proposé le modèle suivant pour les dynamiques au cours d'une culture mixte de plantes toxiques et non toxiques :

$$\begin{aligned}\dot{N}_S &= (1 - \rho)[(1 - \epsilon)g_{P_1} - m_{P_1}]N_S + \rho[(1 - \epsilon)g_{R_1} - m_{R_1}]N_S, \\ \dot{N}_R &= (1 - \rho)\epsilon N_S + \rho\epsilon N_S + [\tilde{g}_{P_1} - \tilde{m}_{P_1}]N_R + \rho[\tilde{g}_{R_1} - \tilde{m}_{R_1}]N_R.\end{aligned}\quad (17)$$

Ici, ρ représente le pourcentage de plantes toxiques cultivées (refuge spatial), ϵ le taux de mutation des individus susceptibles vers les résistants. Les paramètres g_X et m_X sont les taux de croissance et de mortalité sur les plantes non toxiques ($X = P_1$) et toxiques ($X = R_1$). Ce modèle de dynamique intra-culture néglige toute densité dépendance et modélise les dynamiques sur la

55. Ce type de résistance, qui répond au modèle gène pour gène (Flor, 1971), est qualifié de résistance "majeure" ou "qualitative" : seuls les phénotypes avirulents ne peuvent se développer sur les plantes résistantes, les virulents se développent sur plantes sensibles et résistantes et les avirulents sur plantes sensibles.

56. Même si ce type de méthode de lutte contre les ravageurs est économe en pesticides, on touche néanmoins aux limites de ce que l'on peut appeler une protection "écologique" des cultures.

base de taux de croissance et de mortalité linéaires. Cette simplification peut paraître forte, mais elle permet néanmoins de caractériser précisément le comportement du modèle, et donne déjà des informations intéressantes.

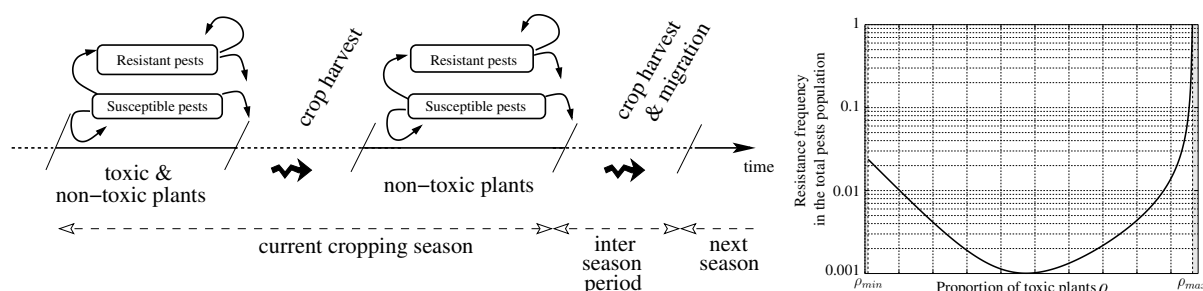


Figure 19 – Gauche : schéma compartimental du modèle pour l'étude de l'évolution des ravageurs en réponse à l'utilisation de plantes toxiques. Droite : fréquence des individus porteurs de la résistance en fonction du pourcentage de plantes toxiques ρ déployées au cours de la première période de plantation ; si ρ est plus petit que ρ_{min} ou plus grand que ρ_{max} les populations sauvages ou résistantes de ravageurs explosent ; par ailleurs il existe un ρ qui minimise la fréquence de résistants à l'équilibre. Adapté depuis (Lemesle *et al.*, 2010).

La récolte de la culture et son effet sur la démographie des ravageurs était modélisée sur la base du modèle proposé dans (Nundloll *et al.*, 2008). La seconde période de culture (refuge temporel) était modélisée sur la base du modèle (17), avec une proportion de plantes résistantes nulles, et des paramètres démographiques différents. Enfin l'inter-saison était modélisée par (i) l'effet de la récolte et de la survie inter-culture sur la démographie des ravageurs, et (ii) l'immigration de ravageurs sensibles (Lemesle *et al.* (2010), Figure 19, gauche).

Le principal enseignement de ce modèle est l'existence de deux seuils critiques de proportion de plantes toxiques cultivées qui délimitent un intervalle de valeurs permettant de contrôler les ravageurs. Si ρ est trop petit, les populations de ravageurs sensibles ne sont pas assez réprimées et elles explosent⁵⁷. Si, à l'inverse, ρ est trop important, ce sont les ravageurs résistants qui prennent le dessus et leur densité qui diverge. Seuls des ρ intermédiaires permettent de maintenir les populations de ravageurs à des niveaux maîtrisés, les seuils déterminant précisément ces niveaux étant déterminés par les paramètres démographiques des populations, et notamment les coûts démographiques associés au gain de la résistance. Néanmoins, dans certaines situations paramétriques, il est possible que les conditions de contrôle des deux types de ravageurs soient incompatibles, et que donc aucune stratégie de déploiement ne permette le contrôle des ravageurs. C'est notamment le cas lorsque les ravageurs résistants se développent très efficacement sur les plantes résistantes, et les ravageurs sensibles sont peu affectés par la toxicité des plantes.

Nous avons également pu mettre en évidence l'existence d'une proportion de plantes optimale, permettant de minimiser la fréquence des phénotypes résistants dans la population (Figure 19, droite). Ainsi pour certaines proportions de plantes résistantes cultivées, augmenter la proportion de refuges spatiaux pourrait contre-intuitivement favoriser l'apparition de ravageurs résistants. Ce résultat fait écho au même phénomène identifié par Mohammed-Awel *et al.* (2007) et semble lié à une interaction entre l'immigration d'individus sensibles et la présence de refuges.

Enfin, cette étude souligne l'importance de combiner refuges spatiaux, via la co-culture de plantes toxiques et non-toxiques, et refuges temporels, par l'alternance avec des cultures non-toxiques. En effet, si la seconde culture non-toxique est substituée par une culture mixte de plantes toxiques et non toxiques, les conditions à remplir sur la proportion ρ pour le contrôle des ravageurs résistants sont encore plus restrictives. Ces derniers résultats confirment d'autres travaux menés sur l'évolution de la résistance des ravageurs aux plantes toxiques (Sisteron *et al.*, 2005; Storer, 2003).

Suite au départ de Valérie du CIRAD en 2011, ces travaux n'ont pas été directement poursui-

57. En lien avec l'aspect linéaire du modèle. L'explosion des populations doit donc s'interpréter comme une incapacité à maîtriser les ravageurs.

vis. Ce sont cependant les premières recherches auxquelles j'ai contribué sur le sujet des plantes toxiques/résistantes et l'évolution de la virulence, recherches qui se sont prolongées dans un autre cadre sur la thématique du déploiement de plantes résistantes aux virus.

Déploiement de plantes résistantes aux virus

Suite à des discussions autour du sujet précédent, nous avons été amenés à travailler avec Frédéric F. autour d'un modèle de déploiement de cultures résistantes⁵⁸ aux virus des plantes dans un contexte saisonnier. Dans ce cadre, nous avons encadré deux étudiantes de Master, Elsa Rousseau de l'INSA de Lyon⁵⁹ et Perside Gbéhounou de Polytech Nice Sophia, respectivement en 2011 et 2012. Elsa poursuivra en thèse, soutenue par une bourse INRA-Inria, sur un sujet connexe de 2012 à 2016, co-encadrée par Frédéric F., Frédéric G., Benoit Moury de l'Unité de Pathologie Végétale à l'INRA d'Avignon, et moi.

De manière similaire à ce que j'ai décrit ci-dessus pour les plantes toxiques, nous avons abordé la question du déploiement des plantes résistantes sous l'angle du ratio de plantes résistantes plantées à l'échelle d'un paysage agricole au cours d'une saison. Nous avons recherché, en fonction des caractéristiques de l'épidémie et des caractéristiques de la résistance, quelles étaient les stratégies optimales de plantation des variétés résistantes.

A la différence des insectes ravageurs, les virus phytopathogènes ont besoin d'un hôte pour survivre. Il s'agit généralement de la plante cultivée, mais les virus peuvent aussi survivre de courtes périodes dans les insectes vecteurs. En l'absence des plantes cultivées, les virus survivent au sein de réservoirs naturels (adventices, haies, forêts, etc.). A la manière des formes de survie chez les champignons, ce sont les virus issus des réservoirs qui forment l'inoculum primaire responsable des épidémies au cycle cultural suivant, se transmettant ensuite aux plantes du même champ, et aux plantes des autres champs. Ainsi, la connectivité des paysages entre les réservoirs et les champs, ainsi qu'entre et à l'intérieur des champs eux mêmes a potentiellement une influence importante sur les dynamiques des épidémies des maladies des plantes à virus.

Nous avons utilisé un modèle épidémiologique de type SI⁶⁰ (Kermack et McKendrick, 1932) pour décrire les épidémies dans chacun des n_f champs du paysage. En l'absence de plantes résistantes, le nombre de plantes malades dans un champ de plantes sensibles (I_S) suit, au cours de la saison de culture, l'équation :

$$\dot{I}_S = (n_p - I_S)[\alpha_E + \beta_C(n_f - 1)I_S + \beta_F I_S],$$

où n_p désigne le nombre de plantes dans un champ, α_E la probabilité qu'une plante saine soit contaminée par un virus vecté depuis le réservoir, β_C le taux de contamination d'une plante infectée d'un autre champ à une plante du champ considéré, et β_F le taux de contamination de plante à plante dans un même champ. Les trois termes du second membre de l'équation représentent donc respectivement les infections depuis le réservoir, depuis l'un des $(n_f - 1)$ autres champs, ou depuis le champ considéré. Le premier terme entre parenthèses correspond lui à la taille de la population de plantes non infectées dans le champ considéré. Au début d'un cycle cultural, l'ensemble des plantes sont supposées saines.

Lorsqu'une proportion ϕ des champs cultivés est composée de plantes résistantes, le modèle est étendu à :

$$\begin{aligned}\dot{I}_S &= (n_p - I_S)[\alpha_S + \beta_C(((1 - \phi)n_f - 1)I_S + \phi n_f I_R) + \beta_F I_S], \\ \dot{I}_R &= (n_p - I_R)[\alpha_R + \beta_C((1 - \phi)n_f \theta I_S + (\phi n_f - 1)I_R) + \beta_F I_R].\end{aligned}$$

La construction du modèle est similaire à celle présentée plus haut, à la différence qu'elle prend en compte les infections depuis les champs résistants vers les champs sensibles (et réciproquement). En particulier, les virus virulents qui sont les seuls dans les plantes résistantes⁶¹ peuvent

58. Ces résistances sont identifiées dans des plantes sauvages et introgressées par croisement dans les cultivars agronomiques.

59. En co-encadrement avec Valérie.

60. Les maladies à virus ne tuent que rarement leurs plantes hôtes. Le modèle se réduit alors à une dimension sous l'hypothèse d'absence de démographie dans la population de plantes, ce qui est justifié pour un champ planté artificiellement.

61. Résistance majeure ou qualitative.

contaminer les plantes sensibles. Dans les plantes sensibles, nous supposons les virus avirulents et virulents en compétition et atteignant un équilibre de mutation-sélection intra-hôte caractérisé par une fréquence $\theta \in (0, 1)$ de virus virulents. Cela explique pourquoi seule une proportion θ des tentatives d'infection depuis une plante sensible vers une plante résistante réussit⁶², les autres correspondant à des tentatives d'infection d'hôtes résistants par des virus avirulents. Comme plus haut, au début d'un cycle cultural, toutes les plantes sont supposées saines. Le passage de l'hiver par les variants viraux au sein du réservoir est supposé modifier leur fréquence relative en fonction de leur fréquence dans le paysage, l'influence des compositions des saisons précédentes étant conservée par l'intermédiaire d'une moyenne mobile (Fabre *et al.*, 2012).

Nous avons considéré différents scénarios épidémiques construits sur la base d'une épidémie dans un paysage sans champ résistant. Ces scénarios étaient caractérisés par différentes incidences de la maladie⁶³ et différents profils d'origine des infections : depuis le réservoir, de champs en champs, et à l'intérieur des champs. Pour chaque scénario, nous avons étudié l'influence de la difficulté à contourner la résistance, mesurée par la fréquence des variants virulents dans les hôtes sensibles θ ⁶⁴, et du ratio de déploiement de la résistance dans le paysage $\phi \in [0, 1]$.

Dans une première étude, nous avons supposé que le ratio ϕ était fixe de saison en saison sur l'horizon temporel considéré (Fabre *et al.*, 2012). Nous avons mesuré l'efficacité de la stratégie de déploiement de la résistance par un critère bio-économique lié aux revenus des agriculteurs : les dommages relatifs infligés à la culture. Ceux-ci sont calculés comme le rapport entre la somme des intégrales des courbes de progression de la maladie sur l'horizon temporel considéré (AUDPC, Madden *et al.* (2007)) lorsque la résistance a été introduite, divisée par la somme des AUDPC dans un paysage entièrement sensible. La baisse de dégâts liée à l'utilisation de plantes résistantes correspond alors à une proportion des dégâts qui se seraient produits si la résistance n'avait pas été utilisée : des dégâts relatifs de 1 indiquent que la résistance n'a pas eu d'effet, et de 0 que les dégâts ont été totalement supprimés.

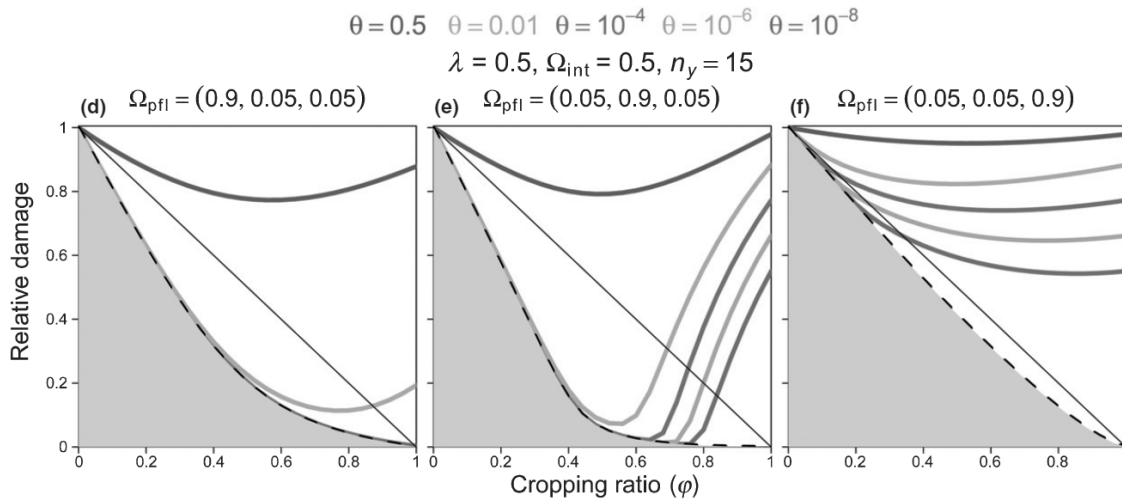


Figure 20 – Dommages relatifs sur les cultures en fonction du ratio de plantes résistantes cultivées ϕ . Les zones grises représentent des dommages relatifs inatteignables, la ligne en tiret représentant les dommages relatifs minimaux dans le cas d'une résistance impossible à contourner ($\theta = 0$). Les lignes grises représentent les dommages relatifs pour des résistances plus ou moins difficiles à contourner ($\theta = 10^{-8}$ à 0.5 , les courbes se classent selon le rendement relatif par ordre croissant de θ). Les panels représentent différents profils épidémiques où les épidémies sont causées à 90% par des infections (d) en provenance du réservoir, (e) entre les différents champs cultivés, ou (f) à l'intérieur des champs eux-mêmes. Adapté depuis (Fabre *et al.*, 2012).

62. Deuxième terme du membre entre crochets de l'équation \dot{I}_R .

63. Nombre moyen de plantes malades sur un cycle de culture

64. Sur une gamme allant d'une résistance très difficile à contourner $\theta = 10^{-8}$ à une résistance dont le contournement n'induit aucun coût de fitness $\theta = 0.5$.

Le résultat principal de cette étude était la mise en avant qu'il n'existe pas de stratégie d'utilisation optimale de la résistance universelle. Selon la facilité à contourner la résistance, l'incidence de la maladie, l'origine des infections ou la proportion d'utilisation de la résistance, les niveaux de dommages relatifs étaient particulièrement variables, couvrant pratiquement toute la gamme des possibles $[0, 1]$ (Figure 20). Cela démontrait l'existence de stratégies de déploiement optimales, mais aussi qu'elles dépendaient fortement du contexte épidémique. Dans des situations d'épidémies pas trop intenses, et dont le profil des infections est plutôt équilibré ou en provenance du réservoir, les résistances les plus difficiles à contourner peuvent être utilisées à un ratio $\phi = 1$ de manière optimale et en supprimant quasiment totalement les dégâts (e.g. Figure 20 (d)). Ce type de stratégie exploite les coûts de fitness importants liés à l'acquisition de la résistance pour supprimer sur le moyen terme les virus de l'ensemble du territoire. Ceci n'est plus possible lorsque les incidences épidémiques sont fortes ou les profils des infections sont plutôt dus à des contaminations de champ à champ. L'utilisation d'un ratio de $\phi = 1$ conduit alors à des dommages très importants, qui sont nettement moins efficaces que l'utilisation d'un ratio plus équilibré mélangeant plantes résistantes et sensibles. A l'instar de l'étude sur les plantes toxiques, les meilleures stratégies sont alors de jouer sur un compromis permettant de combiner suppression des virus avirulents par l'utilisation de la résistance, et profiter des coûts de fitness des variants résistants sur les plantes sensibles.

Cette étude a permis de remettre en perspective certaines préconisations quant aux meilleures façons d'utiliser la résistance des plantes de manière durable (e.g. Pink et Puddephat (1999); van den Bosch et Gillighan (2003)). En démontrant la dépendance importante de l'efficacité d'une stratégie de déploiement au contexte épidémique et au contexte agro-écologique du paysage considéré, ces travaux soulignent aussi l'importance d'une caractérisation fine des relations entre compartiments cultivés et sauvages dans les paysages agricoles (Burdon et Thrall, 2008).

Dans une seconde étude (Fabre *et al.*, 2015), nous avons revisité nos conclusions en supposant que le ratio de plantes résistantes cultivées pouvait varier au cours de l'horizon temporel considéré (Fabre *et al.*, 2015), permettant ainsi de combiner les aspects mélange et rotation de culture pour faire varier les pressions de sélection dans l'espace et le temps⁶⁵. Par ailleurs, les approches exclusivement bio-économiques telles que celles que nous avons suivies dans (Fabre *et al.*, 2012) peuvent conduire à préconiser des stratégies qui conduisent au contournement effectif de la résistance, avec des plantes résistantes massivement infectées par des variants virulents. Les résistances naturelles des plantes existent en nombre limité dans les plantes sauvages et sont des ressources essentiellement non-renouvelables, il est donc important de chercher à limiter leur contournement afin de les conserver.

Dans un premier temps, nous avons étudié les gains en termes de réduction de dégâts que pouvait apporter une stratégie optimale de déploiement variable dans le temps par rapport à un ratio optimal fixe. Ce questionnement, même si il rappelle fortement les techniques de rotation des cultures, était alors relativement nouveau du point de vue de la résistance, les stratégies étudiées classiquement étant à ratio fixé d'année en année, même pour les cultures annuelles (van den Bosch et Gillighan, 2003; Ohtsuki et Sasaki, 2006; Papaix *et al.*, 2013). Nous avons montré qu'il était possible de réduire substantiellement les dégâts avec des stratégies variables dans le temps, tout spécialement dans les scénarios où les infections à l'intérieur des champs prédominent et pour des incidences épidémiques moyennes (Figure 21, (a,b)).

Nous avons aussi recherché quels modes d'utilisation de la résistance minimisaient les dommages, tout en respectant un critère de durabilité. Ce critère était de ne pas dépasser un certain pourcentage de plantes résistantes infectées dans le paysage sur l'horizon temporel considéré. Lorsque les intensités épidémiques sont faibles voire modérées, les pertes additionnelles liées au critère de durabilité sont marginales à faible pour les stratégies à proportion de résistance fixe (Figure 21). Les pertes augmentent ensuite avec l'intensité épidémique, jusqu'à ce que le critère de durabilité ne puisse simplement plus être satisfait, la courbe des dommages relatifs atteignant 100%. C'est particulièrement le cas dans le scénario le plus complexe pour la gestion de la maladie, lorsque les infections à l'intérieur des champs sont majoritaires. Les stratégies utilisant un

65. A la manière de refuges spatiaux et temporels évoqués plus haut pour les plantes toxiques.

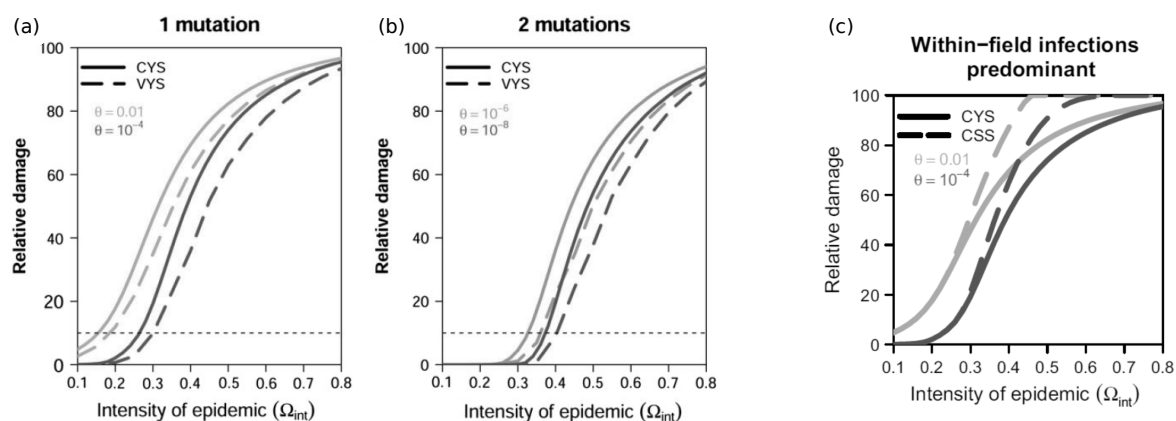


Figure 21 – (a,b) Dégâts relatifs (exprimés en pourcentage) pour les stratégies optimales sans contrainte de durabilité en fonction de l'intensité de l'épidémie pour les stratégies de déploiement de résistance fixes (CYS) ou variables dans le temps (VYS) pour différentes valeurs du paramètre θ . Le scénario présenté est celui où les infections à l'intérieur des champs prédominent. (c) Dégâts relatifs pour les stratégies optimales fixes dans le temps sans contrainte (CYS) et avec contrainte de durabilité (CSS). Même scénario que pour (a,b). Adapté depuis (Fabre *et al.*, 2015).

ratio variable dans le temps n'apportent ici qu'un gain relativement faible. En particulier, elles ne permettent pas de diminuer le nombre de situations où le critère de durabilité ne peut être respecté par rapport aux stratégies fixes (Fabre *et al.*, 2015).

Les travaux décrits ci-dessus ont été conduits avec le concours d'Elsa. Cependant, lors de sa thèse, elle s'est plus particulièrement penchée sur l'étude des résistances quantitatives, c'est à dire partielles, notamment pour comprendre si, et comment, elles pouvaient être utilisées pour augmenter la durabilité des résistances totales (Rousseau, 2016; Rousseau *et al.*, To appear). Elle s'est spécialement intéressée à des résistances qualitatives qui pourraient augmenter la force des goulets d'étranglement rencontrés par les populations virales au cours de l'infection de leurs plantes hôtes. Nous avons notamment montré que certaines régions du génome des plantes sont à même de contrôler la force du goulot d'étranglement rencontré à l'inoculation par les virus (Tamisier *et al.*, 2017). Par ailleurs, nous avons aussi étudié chez différentes lignées de piments les dynamiques intra-hôte de différentes souches du virus PVY en utilisant une approche couplée séquençage à haut débit et modélisation. Nous avons démontré des différences majeures de dynamiques selon le patrimoine génétique de l'hôte, en lien avec des goulets d'étranglement successifs se produisant au cours de la colonisation d'une plante. Enfin, dans un travail exclusivement de modélisation conduit avec Mélanie Bonneault (INSA Lyon) lors de son stage d'élève ingénieur, nous avons étudié l'apport de résistances quantitatives modulant ces goulets d'étranglement pour améliorer l'efficacité et la durabilité des stratégies de gestion des maladies à virus basées sur des résistances qualitatives. La plupart de ces travaux sont actuellement en cours de finalisation.

Collaborations :

- Frédéric Fabre, SAVE, INRA Bordeaux.
- Frédéric Grogard, Biocore Inria Sophia Antipolis.
- Benoit Moury, Pathologie Végétale, INRA Avignon.
- Valérie Lemesle, Collège Carnot, Grasse, France.

Encadrement d'Étudiants :

- Elsa Rousseau (2012 - 2016). Adaptation des virus de plantes aux résistances quantitatives : de l'étude de leurs effets sur la dynamique évolutive virale intra-hôte à leur gestion durable dans les agro-écosystèmes. Co-encadrement de la thèse avec F. Fabre et F. Grogard. Direction : B. Moury. *Ecole Doctorale STIC, Université Nice Sophia Antipolis*.
- Mélanie Bonneault (2015). Hétérogénéité spatiale des pressions de sélection et de la dérive

génétique dans l'évolution des virus phytopathogène à l'échelle des parcelles agricoles. Co-encadrement du stage avec E. Rousseau et F. Grogard. *4e Année de l'INSA de Lyon, option Bioinformatique et modélisation.*

- Perside Gbehounou (2012). Modélisation de l'évolution des maladies de plantes à virus dans un paysage. Co-encadrement du stage de 4e année avec F. Fabre, F. Grogard et E. Rousseau.

Polytech Nice Sophia, filière Mathématiques Appliquées et Modélisation.

- Elsa Rousseau (2011). Conception et étude d'un modèle de gestion durable des variétés de plantes résistantes aux virus dans un paysage. Co-encadrement du stage de fin d'étude avec F. Fabre et F. Grogard. *INSA Lyon, Spécialité Bioinformatique et Modélisation.*

Publications associées :

- Lemesle V., Mailleret L. and Vaissayre M. Role of spatial and temporal refuges in the evolution of pest resistance to toxic crops. *Acta Biotheoretica*, Vol. 58, pp. 89-102, 2010.
- * Fabre F., Rousseau E., Mailleret L. and Moury B. Durable strategies to deploy plant resistance in agricultural landscapes. *New Phytologist*, Vol. 196, pp 1064-1075, 2012.
- * Fabre F., Rousseau, E. Mailleret, L. and Moury B. Epidemiological and evolutionary management of plant resistance : optimizing the deployment of cultivar mixtures in time and space in agricultural landscapes. *Evolutionary Applications* Vol 8, pp. 919-932, 2015.

Projets associés :

- Take Control. Projet porté par A. Palloix. *Financé par le méta-programme INRA SMaCH.* 2013 - 2015.
- D&GEI : Dynamique et Gestion des Espèces Invasives. Projet porté par V. Lemesle. *Financé par le RNSC.* 2009 - 2010.

Stratégies d'histoire de vie et dynamiques consommateurs-ressources

Le dernier volet des dynamiques en environnement saisonnier que je vais aborder est nettement plus théorique que les précédents et s'éloigne un peu de la protection des plantes. Notre étude s'est concentrée sur un des paradigmes majeurs en écologie théorique, le modèle consommateurs - ressources (Murdoch *et al.*, 2003), dont les modèles proies - prédateurs sont un cas particulier. Nous avons cherché à comprendre les stratégies d'histoire de vie employées par les consommateurs pour s'approvisionner en ressources et se reproduire. Ces stratégies sont en partie déterminées par l'environnement, mais en retour elles modifient aussi la dynamique de l'environnement. Nous avons considéré un système dans lequel les populations sont univoltines, les consommateurs faisant face à un problème d'allocation d'énergie entre consommation de ressources et reproduction (Perrin et Sibly, 1993). Le modèle est très théorique mais il pourrait par exemple représenter de manière élémentaire le développement d'une population de lésions causées par des champignons phytopathogènes sur des feuilles, la stratégie d'histoire de vie étudiée correspondant à la période de latence pendant laquelle le champignon consomme des ressources pour accumuler de l'énergie et croître avant de commencer à sporuler. Ces travaux ont été réalisés au cours des séjours doctoraux et post doctoraux d'Andrei Akhmetzhanov en 2008 et 2010-2011 que nous avons co-encadrés avec Frédéric G. et Pierre Bernhard (Directeur de Recherche à l'Inria). Adrien Morvan, stagiaire Ingénieur de l'école Polytech'Nice Sophia, aura aussi été impliqué sur ces recherches à l'été 2009. Enfin, les ramifications de ces travaux ont conduit au séjour post doctoral d'Ivan Yegorov de l'été 2016 à l'été 2017.

Le modèle s'inspire des travaux de Takimoto (2003) et Geritz et Kisdi (2004). Il considère un système consommateurs - ressources saisonnier dans lequel les deux populations interagissent durant une période de temps T . Comme dans les modèles précédents, les populations interagissent au cours de la saison, se reproduisent, et ce sont leurs descendants qui interagissent la saison suivante. Point important, la dynamique de la ressource est supposée naturelle ici, et non remise

au même niveau chaque année par la plantation d'une culture comme c'était le cas dans les deux sections précédentes.

Au cours d'une saison n , nous supposons la taille de la population de consommateurs C_n constante. Nous décrivons l'état physiologique des consommateurs par leur niveau d'énergie interne E_n , qui a naturellement tendance à décroître, mais augmente lorsque les consommateurs absorbent des ressources. La taille de la population de ressources R_n et le niveau d'énergie interne E_n d'un consommateur suivent les équations :

$$\begin{aligned}\dot{E}_n &= -aE_n + bu_nR_n, \\ \dot{R}_n &= -cu_nR_nC_n,\end{aligned}$$

avec $u_n \in [0, 1]$ représentant le ratio de fourragement au temps t , c'est à dire le pourcentage d'investissement d'un consommateur dans la recherche et la consommation de ressources, $(1 - u_n)$ représentant le pourcentage d'investissement de ce consommateur dans la reproduction. $u_n = 1$ indique que le consommateur investit tout son effort dans la capture de ressources (ce qui augmente son énergie), $u_n = 0$ qu'il investit tout son effort dans la reproduction, $u_n \in (0, 1)$ que l'effort est partagé entre les deux activités. Le paramètre a est le taux de maintenance qui traduit la décroissance de l'énergie en l'absence de consommation de ressource ($u_n = 0$), b la valeur énergétique d'une ressource consommée et c le taux de capture d'une ressource par un consommateur.

Le taux de reproduction des ressources est supposé constant tout au long de l'année, celui des consommateurs est modulé par le ratio de reproduction $(1 - u_n)$ et l'énergie des consommateurs. Le nombre de descendants au début de la saison suivante est la somme de tous les descendants produits au cours de la saison considérée, en prenant en compte leur survie :

$$\begin{aligned}\beta \int_0^T \gamma R_n(\tau) d\tau, & \text{ pour les ressources,} \\ \alpha \int_0^T \theta(1 - u(\tau)) E_n(\tau) C_n d\tau, & \text{ pour les consommateurs,}\end{aligned}$$

avec α et β les taux de survie des consommateurs et ressources à l'inter-saison, γ le taux de reproduction des ressources, et θ le taux maximal de reproduction des consommateurs par unité d'énergie.

Nous nous sommes en premier lieu intéressés aux stratégies d'histoire de vie des consommateurs qui maximisent leur nombre de descendants. En utilisant des techniques de contrôle optimal⁶⁶, dont Andrei et Pierre sont des spécialistes, nous avons pu montrer que les stratégies d'histoire de vie optimales étaient sémelpares⁶⁷, et soit "déterminées", soit "indéterminées" (Figure 22 (i)). La littérature sur les histoires de vie (e.g. Perrin et Sibly (1993); Heino et Kaitala (1996); Charnov *et al.* (2001)) désigne une stratégie comme déterminée lorsqu'elle est d'abord entièrement tournée vers l'approvisionnement en ressources, puis vers la fonction de reproduction⁶⁸ (stratégie bang bang). Une stratégie est indéterminée lorsque l'approvisionnement en ressources se poursuit après le début de la phase de reproduction (apparition d'un arc singulier dans la stratégie). L'existence de stratégies sémelpares déterminées ou indéterminées est fréquente chez de nombreux taxons, que ce soit chez les plantes, les champignons, les arthropodes, certains mollusques ou poissons, etc.

Nous avons montré que le caractère déterminé ou indéterminé de la stratégie d'histoire de vie optimale dépend à la fois de la durée de la saison et de la taille de la population de consommateurs. Le premier résultat est classique, les longues durées de vie étant connues pour favoriser des histoires de vie de type indéterminées (Perrin et Sibly, 1993). L'influence de la taille de la population sur le type d'histoire de vie, avec un haut niveau de compétition favorisant le caractère indéterminé des histoires de vies, était par contre à notre connaissance une prédiction tout à fait nouvelle. Cela s'explique en grande partie parce que la littérature sur les stratégies d'histoire de vie s'est

66. Méthode des caractéristiques pour résoudre l'équation de Hamilton Jacobi Bellman Isaacs découlant du problème d'optimisation proposé (Vincent et Grantham, 1997).

67. Une seule période de reproduction au cours de la vie.

68. Les poulpes des profondeurs fournissent un exemple extrême de stratégie d'histoire de vie déterminée, les femelles se concentrant exclusivement sur la couvaison après la ponte et jusqu'à la mort, pendant des durées qui peuvent aller jusqu'à 4 ans et demi (Robison *et al.*, 2014). Merci à Jean Claude Ameisen pour cette histoire fascinante (et plus généralement pour *Sur les épaules de Darwin*).

longtemps concentrée sur l'individu, négligeant le potentiel effet de la taille de la population (Iwasa et Cohen, 1989; Perrin et Sibly, 1993; Yamamura *et al.*, 2007).

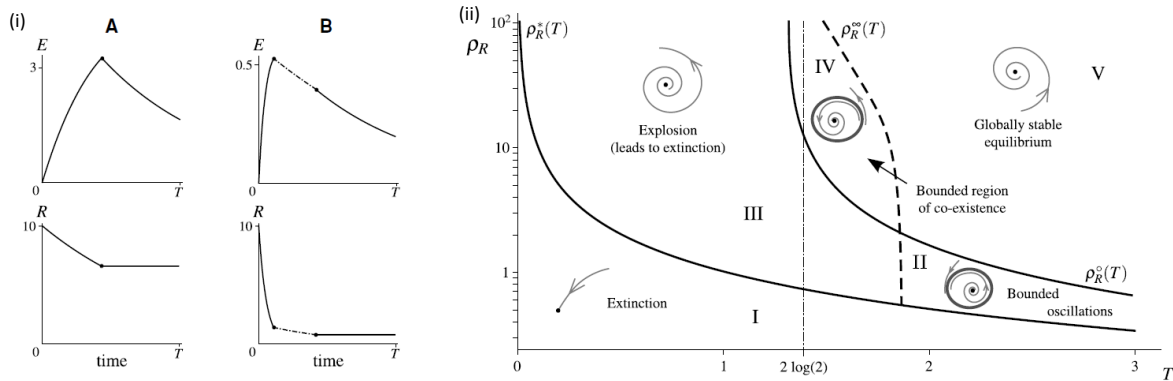


Figure 22 – (i) Dynamique de l'énergie des consommateurs, et du niveau de ressources pour les stratégies d'histoire de vie optimales au cours d'une saison. Mise en évidence de stratégies déterminées (colonne A) et indéterminées (colonne B). (ii) analyse de bifurcation des dynamiques à long terme du modèle en fonction de la durée de la saison et du taux de reproduction de la ressource (après adimensionnalisation). Adapté depuis (Akhmetzhanov *et al.*, 2011b).

Dans un second temps nous avons étudié les dynamiques inter-annuelles de ce modèle en supposant que, de génération en génération, les consommateurs répondaient plastiquement et optimalement aux variations de leur environnement (en termes de ressources disponibles et d'intensité de la compétition). Une adimensionnalisation permet de montrer que ces dynamiques sont entièrement déterminées par deux paramètres, la durée de la saison T et un paramètre correspondant à un taux de reproduction des ressources dans les nouvelles unités $\rho_R = \beta\gamma/\alpha$. Cette propriété est similaire à celle de l'historique modèle consommateur-ressource de Nicholson et Bailey (1935).

Les différentes dynamiques rencontrées en fonction de T et ρ_R sont décrites dans la Figure 22, (ii). Lorsque que le taux de reproduction des ressources est trop faible ou que la durée de la saison est trop courte, les ressources s'éteignent naturellement et conduisent à l'extinction des consommateurs (région I, $\rho_R < \rho_R^*(T)$). Lorsque ces paramètres augmentent ($\rho_R > \rho_R^*(T)$), un équilibre positif instable marqué par des dynamiques de surcompensation apparaît, par la même bifurcation aux mêmes valeurs de paramètres que dans le modèle de Nicholson et Bailey (1935). Les dynamiques peuvent alors exploser⁶⁹ et conduire in fine à l'extinction des deux populations (région III) ou converger vers des dynamiques oscillatoires bornées (région II). Lorsque ρ_R et/ou T augmentent encore, l'équilibre devient localement stable (région IV) voire globalement⁷⁰ stable (région V). De manière intéressante, les dynamiques soutenables à long terme (équilibres ou trajectoires périodiques et semi-périodiques) impliquent toutes des stratégies optimales indéterminées pour les consommateurs.

Nous avons par ailleurs comparé ces dynamiques de populations à celles impliquant des consommateurs aux stratégies non optimales et non plastiques (typiquement $u = \tilde{u} \in (0, 1)$ constant tout au long de la saison). Nous avons montré que les dynamiques de ce modèle étaient du type de celles du modèle de Nicholson Bailey : extinction de la ressource lorsque $\rho_R < \rho_R^*(T)$ et apparition d'un équilibre instable qui produit des dynamiques conduisant à explosion (et extinction) des populations si $\rho_R > \rho_R^*(T)$. Ainsi, tout comme la densité dépendance dans la dynamique de la ressource (Beddington *et al.*, 1975) ou la structuration de l'espace (Comins *et al.*, 1992), l'optimalité des stratégies d'approvisionnement des consommateurs semble avoir une tendance stabilisante sur les dynamiques des systèmes consommateurs-ressources. Ceci renforce les conclusions d'un certain nombre de contributions sur l'influence de l'optimalité des consommateurs sur les dynamiques consommateurs-ressources (Krivan et Sikder, 1999; Van Baalen *et al.*, 2001; Takimoto, 2003).

69. Comme dans le modèle de Nicholson Bailey.

70. Numériquement.

En prenant un peu de champ, il convient de noter que les travaux que je viens de décrire reposent implicitement sur l'hypothèse que les consommateurs se comportent tous de la même façon, et que ce comportement est optimal, maximisant leur nombre de descendants. Cela suppose assez directement⁷¹ une hypothèse de coopération des consommateurs. Les communautés coopératives sont néanmoins souvent vulnérables aux dissidents qui choisissent leur propre intérêt (Nowak, 2006). Les travaux que nous avons conduits à la suite de cette étude, se sont attachés à relâcher l'hypothèse de coopérativité, en mettant face à face deux populations pouvant avoir des comportements différents à la manière des méthodes d'analyse d'invasibilité en Dynamique Adaptative. Il s'agit de problèmes particulièrement difficiles, conduisant à des formes de jeux différentiels pour lesquels il n'existe pas à ce jour de méthodologie complète d'étude. Néanmoins nous avons quelques résultats constructifs, liant l'existence d'une stratégie imbattable à la solution d'un jeu différentiel à somme nulle (Bernhard *et al.*, 2010), jeux qui sont par essence plus simples à étudier. Nous avons pu appliquer cette théorie à quelques modèles biologiques de la littérature (Akhmetzhanov *et al.*, in preparation) ainsi qu'à un modèle original (Yegorov *et al.*, submitted).

Bien qu'intéressante, cette thématique est particulièrement technique et ce n'est que sur des opportunités de collaborations avec des spécialistes de l'optimisation et de la théorie des jeux comme Andrei, Ivan ou Pierre que nous arrivons, Frédéric G. et moi, à la faire progresser.

Collaborations :

- Frédéric Groggnard, Biocore Inria Sophia Antipolis
- Pierre Bernhard, Biocore, Inria Sophia Antipolis
- Fabien Halkett, IAM, INRA Nancy
- Ivan Yegorov (2016 - 2017). Modélisation de l'évolution des stratégies d'histoire de vie chez les pathogènes de plantes. Post Doctorat co-encadré avec F. Groggnard, F. Halkett et P. Bernhard.
- Andrei R. Akhmetzhanov (2007-2008 puis 2010 - 2011). Modélisation de l'évolution des stratégies d'histoire de vie dans les systèmes consommateurs-ressources en environnement saisonnier. Post Doctorat co-encadré avec F. Groggnard et P. Bernhard.

Encadrement d'Étudiants :

- Adrien Morvan (2009). Stratégies optimales de consommation et de reproduction chez les ravageurs des cultures. Co-encadrement du stage de 4e année avec F. Groggnard. *Polytech Nice Sophia, filière Mathématiques Appliquées et Modélisation*.

Publications associées :

- * Akhmetzhanov A.R., Groggnard F. and Mailleret L.. Optimal life history strategies in seasonal consumer-resource dynamics. *Evolution*, Vol. 65-11, pp. 3113-3125, 2011.
- * Akhmetzhanov A.R., Groggnard F., Mailleret L. and P. Bernhard. Join forces or cheat : evolutionary analysis of a consumer-resource system. In *Advances in Dynamic Games, Annals of the International Society of Dynamic Games*. P. Cardaliaguet and R. Cressman (Eds.), Vol. 12, pp. 73-95, Springer, 2013.
- * Yegorov, I., Groggnard, F., Mailleret, L. and Halkett, F. Optimal resource allocation for biotrophic plant pathogens. *Proceedings of the IFAC World Congress 2017*, Toulouse, France.

Projets associés :

- Mod-PEA : Modelling plant enemies adaptation. Projet porté par V. Ravigné et F. Groggnard. *Financé par Agropolis Fondation et le RNSC*. 2009-2010.
- Métacarpe : Modélisation de l'évolution des traits d'histoire de vie en lien avec l'agressivité des champignons parasites biotrophes. J'étais co-porteur du projet avec F. Halkett. *Financé par les Départements EA, EFPA, GAP et SPE de l'INRA, Appel d'Offre Gestion des Résistances*. 2010 - 2012.
- FunFit : a trait-based approach linking individual Fitness of Fungal plant pathogens to eco-

71. Et comme dans de larges pans de la littérature citée dans cette section, bien que cette hypothèse ne soit que rarement explicitée.

gical strategies. Projet porté par P. Frey. *Programme Blanc de l'ANR*. 2013-2018.

Conclusion

Dans cette troisième partie, j'ai montré comment nous avons exploré les conséquences écologiques et évolutives de la saisonnalité sur les parasites des plantes. Nous avons développé un cadre de modélisation général basé sur les modèles semi-discrets pour prendre en compte explicitement les aspects intra- et inter-saisonniers des dynamiques. Ce cadre prend racine dans des travaux déjà anciens (Levins et Wilson, 1980; Shaw, 1994). Il a néanmoins permis de traiter de questions inédites sur l'aspect diversité et évolution des parasites de plantes, leurs stratégies d'histoires de vie, ou les moyens de maîtriser les épidémies et leur évolution en optimisant l'utilisation de variétés de plantes résistantes.

Certaines hypothèses théoriques découlant de l'étude des modèles proposés font l'objet de partenariats avec des expérimentateurs pour tester leur pertinence biologique. C'est par exemple le cas pour le modèle proposé dans (Akhmetzhanov *et al.*, 2011a) et les travaux qui ont suivi, dont les prédictions sur la nature des histoires de vie sont testées en partenariat avec Fabien Halkett (UMR IAM, Nancy) sur le champignon responsable de la rouille du peuplier *M. lacini-populina*.

Sur le plan du management de la virulence et des plantes résistantes, des pans entiers de la thèse d'Elsa sont en cours de finalisation. Par ailleurs, cette thématique a débouché sur l'ouverture d'un nouvel axe de recherche sur la modélisation des dynamiques plantes-nématodes et l'optimisation de l'utilisation de plantes résistantes pour lutter contre ces nématodes. Ce projet se déroule en partenariat avec Caroline Caporalino et Philippe Castagnone, de l'équipe Interactions Plantes Nématodes de l'UMR ISA, et Suzanne Touzeau et Vincent Calcagno de l'équipe M2P2. Dans ce cadre nous encadrons Samuel Nilusmas qui a débuté sa thèse en Décembre 2016 sur co-financement des Départements MIA et SPE de l'INRA et de la région PACA. Je reviendrai sur ce thème dans les perspectives de ce document.

Interactions complexes dans les systèmes consommateurs-ressources

En littérature et en musique, si tu fais toujours la même chose on t'accuse de te répéter et d'être sur le déclin, mais si tu changes on t'accuse d'être un touche-à-tout incohérent.

La Carte et le Territoire, M. Houellebecq

Cette dernière partie sur la synthèse de mes travaux sera moins structurée que les trois premières. Je vais revenir sur des travaux plus isolés mais qu'il me tient à cœur de rapporter. Le point commun de ces études est de concerner des systèmes consommateurs-ressources.

En écho à la dernière section de la partie précédente, le premier thème concerne les stratégies d'approvisionnement optimal de consommateurs ; le cadre de modélisation est cependant différent et reprend celui proposé par Charnov (1976) pour son théorème de la valeur marginale (MVT). Le second thème s'intéresse aux dynamiques de populations de deux proies qui sont prédatées simultanément par un seul prédateur et revisite la problématique de la compétition apparente (Holt, 1977). Enfin, le troisième et dernier thème explore les conséquences du phénomène de compensation chez les plantes sur les dynamiques plantes-herbivores (McNaughton, 1983).

Qualité de l'habitat et exploitation optimale de ressources agréées

Charnov (1976) s'est intéressé au temps d'exploitation optimal de patches de ressource par un consommateur au sein d'un environnement de patches séparés par des zones sans ressource. Cette théorie est très générale et a conduit à un nombre considérable d'études visant à la tester sur des organismes aussi variés que des arthropodes, des petits et grands mammifères, des oiseaux, des amphibiens, voire même chez l'Homme, ce qui en fait une des références majeures de l'écologie comportementale.

En caractérisant la répartition spatiale des patches de ressources par les temps de trajets entre patches T_i , et en dénotant les gains accumulés en exploitant un temps t un patch de type i par $F_i(t)$, Charnov a montré que le temps d'exploitation optimal⁷² des patches de type i , t_i^* , est tel que le gain marginal attendu en t_i^* est égal au gain moyen obtenu dans l'habitat par unité de temps. Mathématiquement, avec p_j la fréquence des patches de type j dans l'environnement, le théorème s'écrit :

$$\left. \frac{dF_i}{dt} \right|_{t_i=t_i^*} = \frac{\sum_j p_j F_j(t_j^*)}{\sum_j p_j (T_j + t_j^*)} \quad (18)$$

Lorsque l'environnement ne contient qu'un seul type de patch, l'équation prend une forme compacte qui se résout graphiquement de façon très simple, ce qui a probablement contribué à la popularité du MVT (Figure 23 a).

Une des questions importantes est de comprendre comment les caractéristiques de l'environnement affectent les temps d'exploitation optimaux des patches de ressources. Une prédiction claire est par exemple qu'en environnement homogène, si les gains dans un patch sont indépendants du temps de trajet inter-patches, alors une augmentation de ce temps de trajet induit une augmentation du temps d'exploitation optimal des patches t^* . Une autre question d'intérêt concerne l'influence de la qualité des patches eux mêmes sur les temps d'exploitation optimaux des patches. Par exemple, en environnement homogène, est ce qu'augmenter la qualité des patches conduit à augmenter le temps d'exploitation optimal ? En environnement hétérogène, les temps d'exploitation optimaux des patches les moins riches sont ils plus courts que ceux des patches les plus riches⁷³ ?

72. Permettant de maximiser les gains sur l'environnement.

73. Ces deux prédictions sont par exemple fréquemment prêtées au MVT.

Courant 2009, nous nous sommes brièvement penchés avec Frédéric G. sur ces questions. Nous avons utilisé un cadre de calcul des gains $F(t)$ comme la résultante d'un processus dynamique de déplétion d'un patch de ressources de taille $n(t)$ au temps t par un consommateur de réponse fonctionnelle $h(n)$:

$$\begin{aligned}\frac{dn}{dt} &= -h(n), \\ F(t) &= n(0) - n(t).\end{aligned}\tag{19}$$

Nous avons montré qu'en milieu homogène le sens de variation du temps d'exploitation optimal en fonction de la qualité des patches, ici mesurée par la taille initiale du patch $n(0)$, était déterminé par la concavité ou la convexité de la réponse fonctionnelle. Pour les réponses fonctionnelles concaves, le temps d'exploitation optimal augmente avec une augmentation de la qualité des patches (Figure 23 b) alors qu'il décroît lorsque la réponse fonctionnelle est convexe (Figure 23 c). Pour les réponses fonctionnelles de type III, qui sont accélérantes d'abord, et décélérantes ensuite, le temps d'exploitation optimal a une forme de U en fonction de la qualité du patch, avec l'existence d'un niveau de ressource initial pour lesquels le temps d'exploitation est minimal (Figure 23 d). A l'époque, nous n'avons pas directement poursuivi ces résultats préliminaires, jusqu'à des discussions avec Vincent Calcagno suite à son arrivée à l'ISA en 2011.

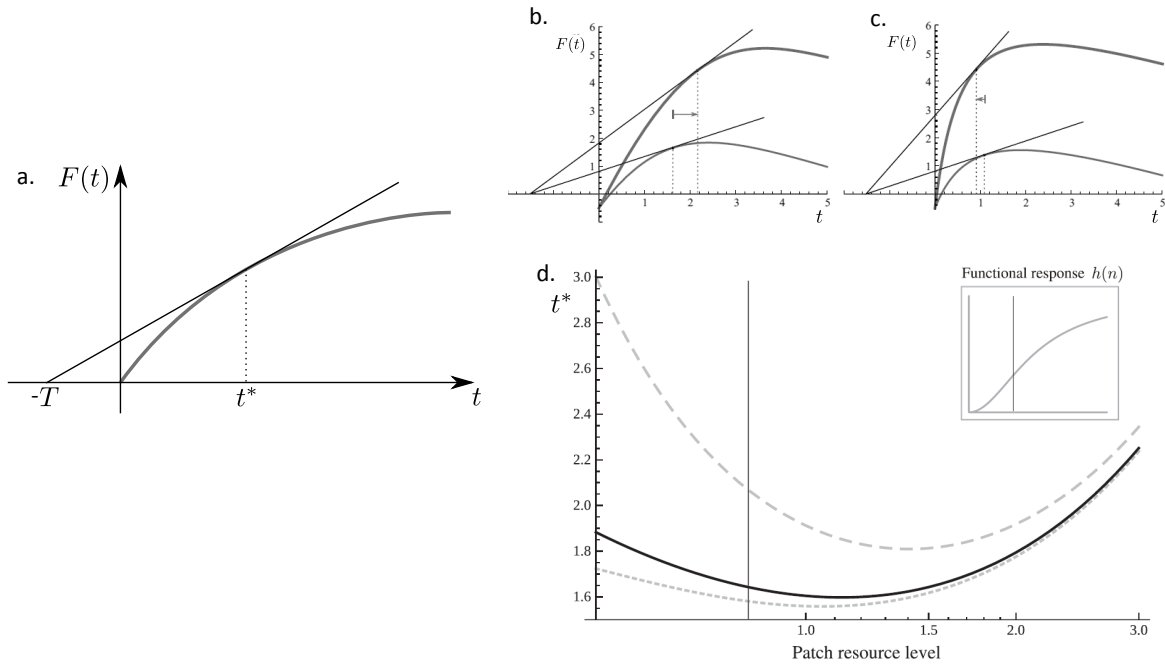


Figure 23 – Cette figure considère uniquement des environnements homogènes. a. Solution du MVT sur le graphique $F(t)$ en fonction de t : le temps optimal d'exploitation des patches t^* est donné par la tangente à $F(t)$ passant par $t = -T$ sur l'axe des abscisses. b,c. Mise en évidence que t^* peut augmenter (modèle (19), $h(n)$ concave, b.) ou diminuer (modèle (19), $h(n)$ convexe, c.) en réponse à une augmentation du niveau de ressource des patches $n(0)$. d. Temps d'exploitation optimal des patches t^* en fonction du niveau de ressources $n(0)$ pour le modèle (19) avec une réponse fonctionnelle de type III ; les courbes grises correspondent à des coûts additionnels liés aux mouvements entre les patches (tirets longs) ou à l'intérieur des patches (tirets courts). Adapté depuis (Calcagno *et al.*, 2014a,b).

Vincent a proposé de reprendre le problème à la base, en liant la notion de qualité à une caractéristique x_i des patches ou de l'environnement permettant une augmentation de la fitness réalisée dans l'environnement comme définie dans (18). En effectuant une analyse de sensibilité des t_j^* obtenue sur la base de la dérivée totale de l'équation (18) par rapport à la caractéristique x_i ⁷⁴, il a été possible de calculer l'influence de x_i sur les t_j^* en gardant le même niveau de généricité que le MVT lui-même, et non en passant par le modèle (19) (Calcagno *et al.*, 2014b).

74. Puisque le MVT est valable pour tout x_i .

Cette analyse a permis de déterminer sous quelles conditions le temps de séjour optimal dans le patch de type i était affecté par la caractéristique de qualité x_i , et ainsi montrer qu'en toute généralité il n'y a pas de raison que le temps optimal d'exploitation augmente lorsqu'on augmente la qualité d'un type de patch. Par contre, augmenter la qualité d'un type de patch i conduit toujours à diminuer le temps de résidence dans tous les autres types de patches $j \neq i$. Diverses applications de la théorie principale ont permis d'étudier l'influence sur les temps d'exploitation des patches de coûts liés aux mouvements entre les patches ou à l'exploitation d'un patch lui-même. Enfin nous avons étudié les conséquences de diverses mises à l'échelle, que ce soit par une augmentation proportionnelle de la valeur d'un patch ou par diminution du temps nécessaire à l'acquisition des gains. Finalement, nous avons montré que la prédiction intuitive souvent avancée qu'au sein d'un environnement il faille rester plus longtemps dans les patches de meilleure qualité (Parker et Stuart, 1976; Kelly, 1990; Wajnberg *et al.*, 2000) est simplement souvent vraie mais parfois fausse, notamment pour des transformations classiques de fonctions de gain couramment utilisées (Calcagno *et al.*, 2014b).

En utilisant ces résultats généraux sur le modèle de gains (19), nous avons étudié plus précisément les liens entre réponse fonctionnelle et temps d'exploitation optimaux des patches (Calcagno *et al.*, 2014a). Ainsi, nous avons pu mieux comprendre pourquoi la concavité des réponses fonctionnelles déterminait le sens de variation du temps d'exploitation optimal des patches dans un environnement homogène. D'abord, augmenter la qualité des patches augmente les gains obtenus depuis le patch exploité, mais aussi les gains potentiels qui pourraient être obtenus depuis les autres patches : c'est la balance entre les gains sur le patch exploité et les gains potentiels dans l'environnement qui détermine le temps d'exploitation optimal. Lorsque la réponse fonctionnelle est accélérante, une augmentation de la qualité du patch a un impact important sur les gains au moment de rentrer dans les patches, accroissant les gains potentiels obtenus en changeant de patch plus souvent, *i.e.* en restant moins longtemps dans les patches. A l'inverse, pour les réponses fonctionnelles décélérantes l'effet d'une augmentation des ressources est faible et l'incitation à rester dans les patches augmente au cours du temps. Par ailleurs, dans un environnement hétérogène, nous montrons qu'en général ⁷⁵ plus les patches diffèrent les uns des autres, plus les temps moyens optimaux de résidence dans les patches sont faibles.

Ainsi, le niveau de qualité et la variance de l'environnement influencent tous deux de manière conjointe les temps de résidences prédits par le MVT et donc les taux de mouvements des individus. En pratique ces deux caractéristiques peuvent avoir des effets contraires, rendant difficiles les prédictions théoriques. Dans certains cas néanmoins, nos résultats permettent d'avancer des prédictions robustes. Par exemple pour des organismes à réponses fonctionnelles de type II ⁷⁶, une augmentation de la qualité moyenne et une baisse de l'hétérogénéité inter-patches doit conduire à une augmentation des temps de résidence et donc à une baisse du taux de mouvement global des individus.

Collaborations :

- Vincent Calcagno, M2P2 ISA, INRA , CNRS Université Côte d'Azur
- Frédéric Grogard, Biocore, Inria Sophia Antipolis
- Frédéric Hamelin, IGEPP, INRA Rennes et Agrocampus Ouest

Projets associés :

- Intégration des approches comportementales et démographiques de la dynamique spatiale des populations d'insectes. Projet porté par V. Calcagno. *Financé par le Département SPE de l'INRA.* 2012 - 2014.

Publications associées :

- Calcagno V., Grogard F., Hamelin F., Wajnberg E. and Mailleret L. The functional response predicts the effect of habitat quality on the optimal movement rate of foragers. *Ecology Letters*, Vol. 17-12, pp. 1570-1579, 2014.

75. Sauf pour les réponses fonctionnelles avec des parties décroissantes, *e.g.* de type IV.

76. Les plus fréquents selon Jeschke *et al.* (2002).

-
- Calcagno V., Mailleret L., Wajnberg E. and Grognaud F. How optimal foragers should respond to habitat changes : a reanalysis of the Marginal Value Theorem. *Journal of Mathematical Biology*, Vol. 69-5, Page 1237-1265, 2014.

Interactions indirectes et prédation partagée

Un des grands principes de la lutte biologique, notamment en lutte biologique classique, est de privilégier l'introduction de populations d'ennemis naturels spécialistes du ravageur à combattre, dans le but d'exploiter l'efficacité supposée plus importante des spécialistes, et de ne pas impacter les organismes non cibles. Néanmoins, ces dernières années il est devenu fréquent d'utiliser des prédateurs généralistes principalement pour leurs facultés à survivre en l'absence de leur proie principale ou pour leur aptitude à réguler plusieurs ravageurs en même temps (Symondson *et al.*, 2000). De fait, une bonne partie des prédateurs commercialisés aujourd'hui par les biofabriques sont des généralistes avec des spectres de proies pouvant même être relativement larges (e.g. acarions phytoseïdes, chrysopes, coccinelles ou insectes du genre *Orius*).

L'utilisation d'ennemis naturels généralistes pose des questions à l'interface de l'écologie comportementale et des populations, avec l'émergence de possibles interactions indirectes entre les différents ravageurs ciblés. C'est sur ce sujet qu'en 2009 nous avons proposé avec Frédéric G. une bourse de thèse financée et mise au concours par l'INRA, concours obtenu par Mickael Teixeira Alves qui a fait sa thèse sous notre co-encadrement entre fin 2009 et début 2013. Vincent Calcagno aura aussi contribué à ces travaux sur la fin de la thèse de Mickael.

L'apparition d'interactions indirectes entre des proies partageant un prédateur commun a été théorisée par Holt (1977). Cette théorie indique qu'à l'équilibre deux proies partageant le même prédateur ont des densités de population chacune plus faibles que celles atteintes lorsqu'il n'y a qu'une seule proie. On parle de compétition apparente entre les proies, médiée par le prédateur qui profite de l'enrichissement en proies pour développer sa population et en retour réprimer plus les proies. En lutte biologique, l'intérêt est direct puisque le prédateur réduirait encore mieux les proies lorsqu'elles sont de plusieurs types. Cela ouvre aussi la porte à une amélioration de l'efficacité d'une population d'ennemis naturels, en lui fournissant des ressources alternatives complémentaires.

Néanmoins, la théorie de la compétition apparente repose sur plusieurs pré-requis, comme celle que les proies ne sont pas spatialement ségréguées, ou que les prédateurs n'ont pas tendance à se concentrer sur la proie la plus profitable⁷⁷. Dans ces deux situations, le prédateur doit partager son temps entre les deux proies, soit en fonction du temps qu'il passe dans les habitats respectifs des proies, soit parce qu'en se concentrant sur une proie il ne prédate simplement pas l'autre. Meisner *et al.* (2007) présente des données illustrant ce "principe de distraction" de manière tout à fait frappante chez *Aphidius ervi*, un parasitoïde de pucerons. Il est particulièrement important de s'intéresser aux conséquences de ces phénomènes comportementaux car ils sont susceptibles d'affecter le signe des interactions indirectes entre les proies (Holt, 1977; Abrams et Matsuda, 1996).

Pour explorer cette question, nous avons proposé deux modèles proies-prédateurs aux structures différentes, le premier formulé sur la base d'un modèle de Lotka Volterra à deux proies et avec un paramètre de querelles entre prédateurs et le second sur la base d'un modèle de type Leslie-Gower⁷⁸ à deux proies (Teixeira Alves, 2013; Teixeira Alves *et al.*, 2016). Ces deux modèles ont des expressions différentes, mais partagent des propriétés qualitatives similaires comme la densité-dépendance négative chez les prédateurs. Par ailleurs, ils ont, dans le cadre de cette étude, exactement les mêmes propriétés, si bien que je vais me concentrer sur le modèle de type Leslie-Gower qui se traite plus simplement⁷⁹.

77. Phénomène de switching (Murdoch, 1969).

78. Le modèle de Leslie Gower décrit les dynamiques de la population de prédateurs comme suivant une loi logistique dont la capacité de charge est dynamique et proportionnelle à la densité en proies, la dynamique des proies étant de type Lotka-Volterra (Leslie, 1948; Leslie et Gower, 1960).

79. Ce, malgré les critiques qu'il peut susciter pour son manque de bases mécanistiques, ou les singularités qu'il présente lorsque la densité de proies tend vers 0 (Arditi et Ginzburg, 2012).

En supposant que les prédateurs P consacrent au temps t un ratio $q \in [0, 1]$ de leur temps à prédater la proie N et une proportion $(1 - q)$ à prédater la proie A , le modèle s'écrit :

$$\begin{aligned}\dot{N} &= r_N N \left(1 - \frac{N}{K_N}\right) - q \lambda_N N P, \\ \dot{A} &= r_A A \left(1 - \frac{A}{K_A}\right) - (1 - q) \lambda_A A P, \\ \dot{P} &= r_P P \left(1 - \frac{P}{q \alpha_N N + (1 - q) \alpha_A A}\right),\end{aligned}\tag{20}$$

avec r_X le taux de croissance de l'espèce X , K_X la capacité de charge de l'environnement pour la proie X , λ_X le taux de prédation sur la proie X , et $\alpha_X X$ la capacité de charge pour le prédateur se concentrant sur l'espèce X .

Nous avons considéré le scénario particulier où q est adaptatif, maximisant à chaque instant le taux de croissance de la population de prédateurs. Cela définit un modèle hybride d'un type différent des modèles semi-discrets : ils sont cette fois continus par morceaux. Si $N > \frac{\alpha_A}{\alpha_N} A$, alors il est plus intéressant de consommer la proie N ($q = 1$), si l'inégalité est inversée, $q = 0$. A la frontière entre les deux zones de l'espace d'état, le membre de droite du modèle est discontinu et ce sont les dynamiques en dehors de cette frontière qui déterminent le comportement du modèle sur la frontière (Filippov, 1988). Deux situations peuvent se produire : soit les trajectoires sont orientées dans la même direction et les trajectoires du modèle traversent la frontière, soit elles sont orientées de manière opposée et la frontière est soit répulsive, soit attractive. Dans ce dernier cas les trajectoires convergent vers la frontière et restent dessus, créant ce que l'on appelle un "mode glissant".

Dans les modèles étudiés dans (Teixeira Alves *et al.*, 2016), les seules possibilités étaient que la frontière soit traversée ou alors qu'elle donne naissance à un mode glissant (Figure 24, a.). Si la frontière est traversée, les dynamiques convergent vers un équilibre où une seule proie est consommée. Si un mode glissant existe, les dynamiques convergent vers un équilibre où les deux proies sont simultanément consommées ; les niveaux de proies sont alors plus élevés que lorsque chacune des proies est isolée avec le prédateur. Du point de vue des interactions indirectes entre proies, cela correspond respectivement à du commensalisme apparent⁸⁰, et à du mutualisme apparent (Figure 24, b.). Dans ce dernier cas, les deux proies sont consommées simultanément et malgré une augmentation de la densité de prédateurs, l'effet de distraction est plus fort et entraîne une prédation nette plus faible sur chacune des proies que lorsqu'elles sont isolées. Nous avons montré que plus les proies étaient dissemblables en termes d'équilibres réalisés par la population de prédateurs sur chacune des proies isolées ($P_X^* = \alpha_X K_X$), plus le commensalisme apparent était probable (Figure 24, b.). Nous avons traduit ces différentes propriétés en règles simples qui permettent, sur la base de la connaissance des équilibres des systèmes avec une proie isolée de prédire le comportement du système à deux proies. Enfin, par souci de comparaison, nous avons aussi étudié le modèle lorsque le ratio de prédation q est fixé. Nous avons montré que la zone d'occurrence de mutualisme apparent est nettement plus réduite que pour un choix de proie adaptatif (Figure 24). Par ailleurs, d'autres interactions indirectes, comme la prédation apparente ou la compétition apparente sont aussi possibles dans ce cas.

Ces travaux ont enfin permis de mettre en lumière qu'il existe des circonstances, lorsque les effets de distraction sont importants, où la densité en prédateur n'est pas, en toute généralité, un bon indicateur de la qualité de la régulation des proies : il est possible d'observer plus de prédateurs et malgré tout avoir une répression des proies moins bonne. C'est un point controversé mais qui peut s'avérer important en lutte biologique (Prasad et Snyder, 2006). Par ailleurs ces travaux ouvrent aussi des questions importantes sur les conséquences des pratiques de supplémentation de ressources ou d'habitats en lutte biologique par conservation (Srinivasu *et al.*, 2007) ou par augmentation. Ce sont des questions sur lesquelles je reviendrai brièvement dans les perspectives de ce document.

Collaborations :

— Frédéric Grogard, Biocore Inria Sophia Antipolis

80. Quand l'une des proies est nettement plus bénéfique que l'autre, elle constitue à long terme le seul régime alimentaire du prédateur, l'autre étant délaissée à son profit.

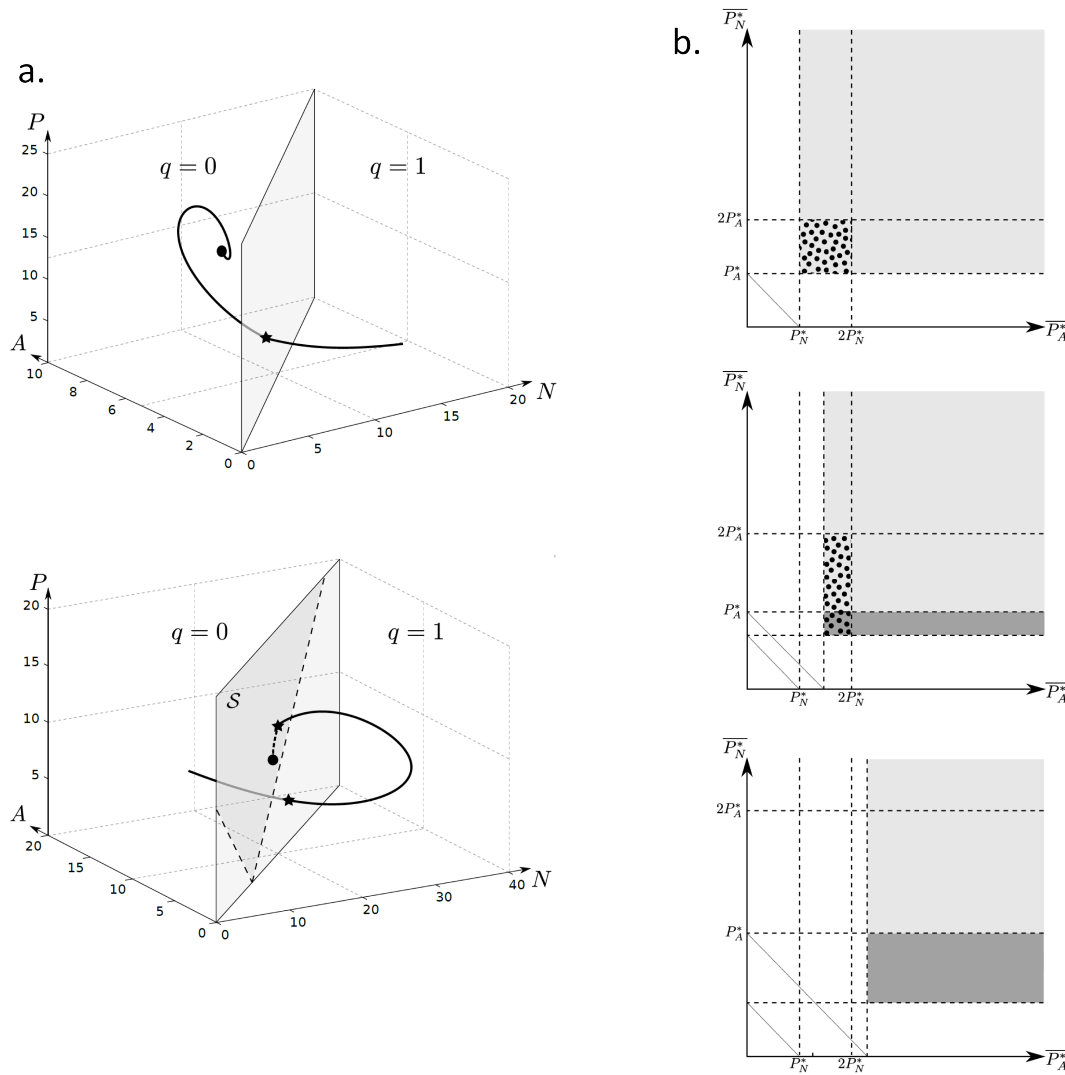


Figure 24 – a. Dynamiques du modèle (20) avec q adaptatif dans l'espace d'état. La frontière $N = \frac{\alpha_A}{\alpha_N}A$ est représentée par le plan grisé. Dans la sous-figure du haut, les proies A sont les plus bénéfiques pour les prédateurs si bien qu'à long terme ces derniers délaissent les proies N . Dans celle du bas, les deux proies sont intéressantes pour les prédateurs à long terme ce qui fait apparaître un mode glissant dans la zone S de la frontière, conduisant à un équilibre de mutualisme apparent entre les proies. b. L'occurrence de commensalisme apparent (gris foncé) ou de mutualisme apparent (gris clair) est déterminé par les valeurs des équilibres idéaux des prédateurs sur chacune des proies, $\bar{P}_X^* = \alpha_X K_X$ qui correspond à la densité de prédateurs à l'équilibre sur la proie X si cette dernière était maintenue artificiellement à la capacité de charge K_X . Plus les équilibres réalisés sur chacune des proies isolées P_X^* sont différents, plus la zone de commensalisme apparent est importante (de haut en bas). Sont aussi représentées avec une zone à pois, les valeurs des équilibres idéaux pour lesquels un ratio q constant conduit à du mutualisme apparent; cette zone tend à disparaître lorsque les équilibres des prédateurs réalisés sur chacune des proies sont trop différents. Adapté depuis (Teixeira Alves *et al.*, 2016).

— Vincent Calcagno, M2P2, ISA, INRA, CNRS, Université Côte d'Azur

Encadrement d'Étudiants :

— Mickael Teixeira Alves (2009-2013). Modélisation de l'influence de la diversité des proies dans les systèmes proies-prédateurs. Applications en lutte biologique. Thèse de l'Université Nice Sophia Antipolis. Financement Bourse CJS INRA-Inria. Co-encadrement de la thèse avec F. Grognard. Direction : O. Bernard.

Projets associés :

- Hétérogénéités : Rôle de la biodiversité et des hétérogénéités spatio-temporelles de la distribution des ravageurs et de leurs ennemis naturels dans les phénomènes de régulations biologiques. Co-porteur du projet avec P. Franck. *Financé par le Département SPE de l'INRA*. 2009 - 2011.
- PURE : Pesticide Use-and-risk Reduction in European farming systems with integrated pest management. Financé par 7e PCRD européen, (KBBE). 2011 - 2015.

Publications associées :

- * Teixeira Alves M., Grogard F., Calcagno V. and Mailleret L. Shared predation : positive effects of predator distraction. *BioRxiv* :063230, 2016.

La compensation des plantes et les dynamiques plantes-herbivores

Dans ce dernier volet sur l'aspect bilan, je m'intéresse plus particulièrement aux interactions entre plantes et herbivores, notamment aux phénomènes de compensation et de résistance observés chez certaines plantes en réponse à l'herbivorie. Ce sujet a été exploré au cours de la thèse d'Audrey Lebon (2011-2014, financement CIRAD) que nous avons co-encadrée avec Yves Dumont (AMAP, CIRAD Montpellier) et Frédéric G. Ce n'est pas un sujet central dans mes recherches, mais c'est un travail original⁸¹, apportant des réponses nouvelles sur des questions majeures dans les interactions plantes-ravageurs et qui de plus a une certaine élégance mathématique⁸². A ces titres, Frédéric G. et moi en avons fait un modèle sur lequel nous travaillons dans le module de Biologie Mathématique que nous enseignons à l'EPU Nice Sophia.

Si l'herbivorie est traditionnellement perçue comme négative pour les plantes, ces dernières sont capables d'y répondre par différentes stratégies de défense, qui peuvent se caractériser en stratégies de résistance et de tolérance (Strauss et Agrawal, 1999). La résistance repose sur la production de structures (épines, poils, dureté des feuilles. etc.) ou de composés (toxines, répulsifs, etc.) qui réduisent les performances des herbivores. Ces productions peuvent être constitutives ou induites par l'herbivorie, mais sont généralement coûteuses pour les plantes en termes de croissance et/ou de reproduction (Strauss *et al.*, 2002). En revanche, la tolérance des plantes se traduit par une forme de compensation des pertes avec une réponse positive à l'herbivorie en termes de croissance et/ou de reproduction (Trumble *et al.*, 1993). Proposée dans le courant des années 1970, l'hypothèse d'optimisation par l'herbivorie avance que certaines plantes croissent ou se reproduisent de manière optimale sous des niveaux faibles à intermédiaires d'herbivorie (McNaughton (1979); Hilbert *et al.* (1981); Paige et Whitham (1986), cf. Figure 25). Malgré des observations sur différents taxons (cf. références dans Lebon *et al.* (2014)), ce principe fit l'objet d'un débat féroce (Belsky *et al.*, 1993), probablement parce que basé sur des concepts confus (Brown et Allen, 1989). Ainsi un accroissement de la croissance d'une plante ne se traduit pas nécessairement par un accroissement de sa biomasse végétative et/ou reproductive : ces dernières sont en effet déterminées à la fois par la croissance, mais aussi par la consommation des herbivores. Une plante peut donc très bien répondre positivement à l'herbivorie (croissance accrue) tout en montrant une décroissance de la biomasse, simplement parce que l'herbivorie est plus importante que le gain de croissance. Dans une volonté de clarification, nous avons proposé avec Audrey, Yves et Frédéric G. de définir la compensation des plantes à deux niveaux : la compensation directe, i.e la réponse positive des plantes à l'herbivorie⁸³, et la compensation apparente, résultat net du processus d'interaction complet entre plantes et herbivores, caractérisant l'effet des herbivores sur la biomasse des plantes.

Nous nous sommes intéressés à ce sujet à la suite d'expériences rapportées par Poveda *et al.* (2010) sur des plants de pomme de terre confrontés à la teigne guatémaltèque *Tecia solanivora*. Lorsque les plants de pomme de terre sont confrontés à un petit nombre de teignes, ils peuvent

81. Reconnu par Stieha *et al.* (2015) comme le premier cadre théorique proposé pour étudier l'influence de la compensation et de la résistance sur les dynamiques plantes - herbivores.

82. Le modèle peut être presque entièrement étudié de manière géométrique, quasiment sans calcul

83. L'hypothèse d'optimisation par l'herbivorie en elle-même.

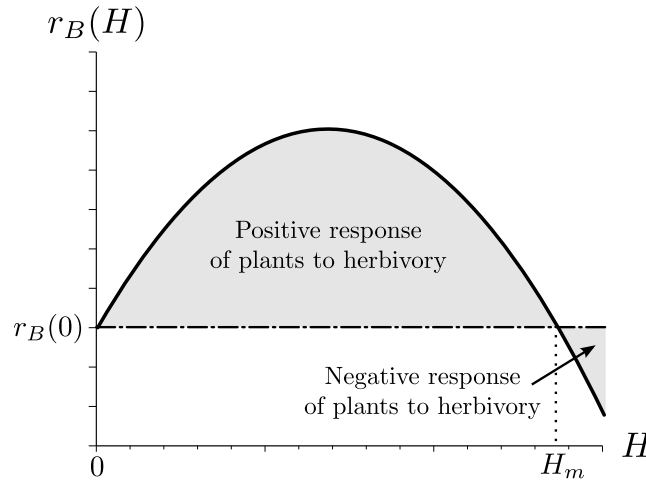


Figure 25 – Caractéristique du taux de croissance des plantes $r_B(H)$ selon l'hypothèse d'optimisation par l'herbivorie : à des niveaux faibles à modérés d'herbivores ($H < H_m$) la productivité des plantes est accrue par rapport au cas sans herbivore ($H = 0$), il atteint un maximum et diminue jusqu'à repasser sous la productivité sans herbivore. Reproduit depuis (Lebon *et al.*, 2014).

aller jusqu'à doubler leur biomasse, alors qu'elle diminue de moitié lorsqu'ils sont confrontés à un grand nombre de teignes. C'est ce comportement qualitatif que nous avons cherché à comprendre afin de déterminer quel(s) mécanisme(s) putatif(s) pourrai(en)t en être responsable(s).

Nous avons considéré le modèle suivant, où B désigne la biomasse des plantes et H la population d'herbivores :

$$\begin{aligned}\dot{B} &= r_B(H)B - \delta(B)B - \phi(B)BH, \\ \dot{H} &= \alpha(B)H - \mu H.\end{aligned}\quad (21)$$

$r_B(H)$ représente le taux de croissance des plantes par unité de biomasse végétale et $\delta(B)$ son taux de décroissance. $r_B(H)$ est supposé obéir à une forme d'hypothèse d'optimisation par l'herbivorie (forme qualitative du type de la figure (25)), croissante puis décroissante de la densité d'herbivores) et $\delta(B)$ est supposé croissant. Le taux de consommation de biomasse végétale par unité de biomasse végétale et d'herbivore $\phi(B)$ est supposé positif et décroissant, ce qui est par exemple représentatif de fonctions trophiques du type Holling II.

Plusieurs modèles ont été utilisés pour la réponse numérique des herbivores $\alpha(B)$ selon que nous étudions un modèle considérant la compensation directe des plantes comme seul mécanisme de défense, ou un modèle combinant compensation directe et résistance des plantes. Lorsque nous ne considérons pas la résistance, $\alpha(B)$ était supposé positif et croissant. Lorsque la résistance des plantes était prise en compte, elle était modélisée comme un phénomène de potentielle toxicité pour de grandes densités de plantes, ce qui conduit à supposer $\alpha(B)$ d'abord croissant, puis décroissant de son argument. Finalement, μ représente le taux de mortalité des herbivores.

Le modèle (21) sous les hypothèses qualitatives que je viens de présenter se prête à une analyse géométrique presque complète (Lebon *et al.*, 2014). Lorsque seule la compensation directe des plantes est considérée, l'éventail des dynamiques possibles est relativement simple : soit un équilibre sans herbivore est (globalement) stable, soit il existe un équilibre avec herbivores et plantes traduisant une décompensation apparente⁸⁴, soit il existe un équilibre avec herbivores et plantes traduisant une surcompensation apparente qui est localement stable tout comme l'équilibre sans herbivore (Figure 26 a). Ce dernier cas, qui montre comment la surcompensation apparente peut survenir, ne correspond cependant pas aux expériences rapportées plus haut ; le mécanisme de compensation direct à lui seul ne permet pas de rendre compte des dynamiques observées par Poveda *et al.* (2010)⁸⁵.

Lorsque compensation directe et résistance sont considérées conjointement, les dynamiques

84. i.e. une biomasse des plantes plus faible que lorsqu'il n'y a pas d'herbivores

85. Pas plus que, de manière triviale, le mécanisme de résistance seul.

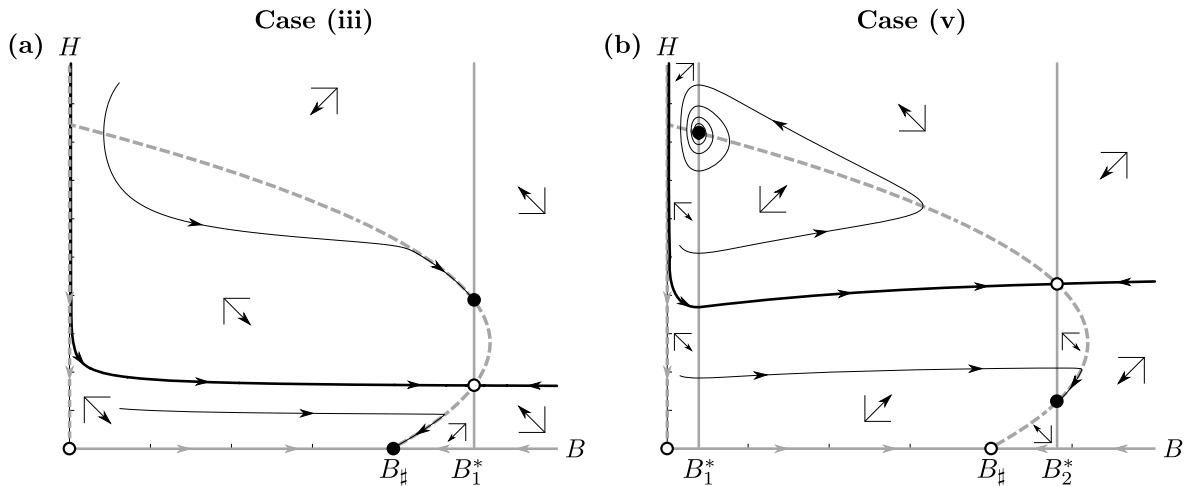


Figure 26 – (a) Plan de phase du modèle (21) avec compensation directe seule dans le cas de dynamiques bistables avec l'équilibre sans herbivore qui est stable et un équilibre de surcompensation qui est stable aussi. (b) Plan de phase du modèle (21) avec compensation directe et résistance de la plante avec des dynamiques bistables typiques de (Poveda *et al.*, 2010) montrant un équilibre stable de surcompensation et un équilibre stable de décompensation. Les équilibres stables sont représentés par des points noirs, les équilibres instables (selles) par des cercles noirs. Les isoclines nulles sont représentées par les courbes grises, en tirets pour \dot{B} et en trait plein pour \dot{H} . L'orientation qualitative du champ de vecteur est représenté par les quadrants. Les courbes noires en traits épais représentent la variété stable des points selles, qui sépare les bassins d'attraction des deux équilibres. Les courbes noires en traits fins illustrent des trajectoires des modèles. Reproduit depuis (Lebon *et al.*, 2014), les formes analytiques précises des fonctions utilisées sont présentées dans cette référence.

produites par le modèle (21) se compliquent assez nettement : six situations sont possibles selon l'amplitude des différents processus biologiques impliqués. On retrouve les trois situations précédentes, une situation où un équilibre sans herbivore et un équilibre de décompensation sont tous deux localement stables, ou une situation où deux équilibres de surcompensation correspondant à deux niveaux modérés d'herbivores sont localement stables. La dernière situation possible est caractéristique des observations de Poveda *et al.* (2010) : un équilibre de surcompensation apparente correspondant à un niveau faible d'herbivores et un équilibre de décompensation apparente associé à un niveau important d'herbivores co-existent et sont tous les deux localement stables. Selon que la densité initiale d'herbivores est faible ou importante, les dynamiques du système convergent vers l'équilibre de surcompensation ou de décompensation, respectivement (Figure 26 b). Ainsi, seule la combinaison des mécanismes de compensation et de résistance semble pouvoir reproduire des phénomènes densité dépendants de sur- et dé-compensation observés par Poveda *et al.* (2010). Comme nous le montrons dans (Lebon *et al.*, 2014), cette situation est assez probable dans l'espace des paramètres, et d'autant plus probable que la compensation directe des plantes s'exprime jusqu'à des niveaux importants d'herbivores (i.e. que H_m est grand, cf. Figure 25).

Observer ou prédire de la surcompensation apparente dans un système plantes-herbivores implique que plantes et herbivores entretiennent une sorte de relation mutualiste : les plantes bénéficient de la présence des herbivores en surcompensant, et les herbivores eux dépendent des plantes pour leur survie. Comme je le rappelais plus haut, la possible apparition d'interactions mutualistes dans une relation supposée essentiellement antagoniste a suscité des débats en dépit des observations empiriques rapportées (Belsky, 1986; Paige et Whitham, 1986; Belsky *et al.*, 1993; Agrawal, 2000). Ce que nous apprennent des expériences comme celles de Poveda *et al.* (2010) ou le modèle (21), c'est que la surcompensation apparente n'est qu'un devenir parmi plusieurs possibles, déterminé par les conditions initiales. Qui plus est, dans le modèle (21) la surcompensation apparente co-existe toujours avec une situation asymptotiquement stable caractérisée par une influence neutre ou négative de la population herbivore sur les plantes. Ces multi-stabilités caractéristiques, où un même système consommateurs-ressources peut présenter des bistabilités entre équilibres de type mutualiste et antagoniste, étaient à notre connaissance une propriété émergente de notre cadre de modélisation ; les théories s'en rapprochant proposées par Holland

et DeAngelis (2009, 2010) ne montrent en effet pas ces possibilités. Cette multi-stabilité peut en partie expliquer la relative faible occurrence de la surcompensation apparente *in natura*, puisque même si elle est paramétriquement possible, elle est aussi contingentée à une condition sur les densités initiales de plantes et d'herbivores.

Un potentiel mutualisme entre des plantes et des niveaux modérés d'herbivores peut avoir des conséquences importantes au plan agricole. Harris (1974) avançait déjà que des cultures pouvaient nécessiter un certain niveau de ravageurs pour réaliser un rendement maximal. Dyer *et al.* (1993) rapporte aussi que les cultures de coton en Chine étaient plus productives lors de faibles infestations de vers de la capsule du cotonnier, si bien qu'assurer une faible présence du ravageur aurait même été une pratique recommandée à l'époque. Des études prospectives et exhaustives sur la base des modèles présentés dans (Lebon *et al.*, 2012, 2014) permettent de mieux comprendre les mécanismes biologiques pouvant être responsables de la mise en place de ce type de mutualisme, et, par ailleurs, d'identifier quels leviers agronomiques sont exploitables afin de favoriser son établissement. Dans le cas présent, le choix d'un cultivar exprimant un niveau important de compensation et de résistance, un taux de mortalité des herbivores peu élevé, et une maîtrise de la densité initiale de ces derniers semble être les conditions permettant l'apparition de mutualismes plantes-ravageurs.

Collaborations :

- Yves Dumont, AMAP, CIRAD Montpellier
- Frédéric Grogard, Biocore, Inria Sophia Antipolis

Encadrement d'Étudiants :

- Audrey Lebon (2011-2014). Modélisation des interactions plantes-insectes, compensation directe et apparente. Thèse de l'Université de Montpellier 2. Co-encadrement de la thèse avec Y. Dumont et F. Grogard, Direction Y. Dumont.

Publications associées :

- * Lebon, A., Mailleret L., Grogard F. and Dumont Y. Modelling plant compensatory effects in plant-insect dynamics. In *Proceedings of the 4th International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications, (PMA 2012)*, 8 pp., Shanghai, Chine, 2012.
- * Lebon, A., Mailleret L., Dumont Y. and Grogard F. Direct and apparent compensation in plant-herbivore interactions. *Ecological Modelling*, Vol. 290, pp. 192-203, 2014.

Projets actuels et perspectives

Det er vanskeligt at spaa, især naar det gælder fremtiden.

Proverbe Danois.

Dans cette dernière section je vais détailler des perspectives à moyen terme de mes recherches, essentiellement sur l'aspect modélisation. Elles s'organisent selon deux axes principaux, qui poursuivent les thématiques que j'ai pu décrire dans le corps de ce document : (i) l'étude des dynamiques spatio-temporelles des populations sous forçage externe, notamment impulsif, avec des implications en lutte biologique, et plus largement en contrôle des ravageurs et évolution des populations, et (ii) l'épidémiologie des maladies des plantes, et tout spécialement la gestion durable de la résistance des plantes, avec un focus particulier sur les nématodes à galles.

Dynamiques spatio-temporelles des populations

Stratégies d'introduction, lutte biologique

Les stratégies actuelles de lutte biologique par augmentation, notamment comme pratiquées dans les agrosystèmes très anthropisés comme les serres de culture ou les vergers s'orientent de plus en plus vers des utilisations préventives des ennemis naturels. Ces nouvelles méthodes combinent introductions d'ennemis naturels avec des techniques issues de la lutte biologique par conservation, visant à favoriser les ennemis naturels (Van Lenteren, 2012; Messelink *et al.*, 2014). Un exemple est la supplémentation de ressources alternatives comme de la nourriture, des abris ou des structures favorisant la reproduction pour les acariens prédateurs. Cela peut être fait par la co-culture de plantes dites "banques" avec les plantes cultivées, ou par l'introduction répétée, directement dans les cultures, de pollen, de proies alternatives, et/ou de matériaux fournissant des abris ou facilitant la nidification (Parolin *et al.*, 2014; Bresch *et al.*, in revision). C'est un sujet que nous travaillons depuis plusieurs années au plan expérimental dans l'équipe M2P2, et qui suit une dynamique certaine, notamment autour d'une collaboration nouée en 2016 avec la biofabrique Bioline Agrosociences⁸⁶ et de la construction de projets de recherche associés⁸⁷. En 2017, dans le cadre du projet ABCD, nous avons co-encadré avec Cécile Bresch (ISA M2P2) deux stages (Selma Benzekri, Elie Varengot) visant à évaluer au laboratoire et sous serre l'influence de différents matériaux et ressources sur l'établissement et la survie de deux espèces d'acariens prédateurs (Figure 27 a).

Introduire de manière répétée dans le temps des ressources alternatives pour les ennemis naturels induit à la fois (i) une seconde source de variations temporelles de l'environnement lié au phénomène ajout/dégradation des ressources artificielles, en plus de celle liée aux introductions d'ennemis naturels elles-mêmes, et (ii), une structuration spatiale de l'environnement avec des zones sans ressource alternative (mais avec des ravageurs) et des zones avec ressources alternatives.

La question de la source additionnelle de variations temporelles a servi de support au stage d'Olivier Fauré cet été 2017, stage que j'ai co-encadré avec Frédéric G. Nous avons abordé cette question par un modèle spatialement homogène de Lotka Volterra, augmenté d'une variable décrivant la quantité d'habitats artificiels, et périodiquement perturbé par l'ajout d'ennemis naturels et de refuges artificiels.

86. Qui travaille sur de telles ressources alternatives à destination des acariens.

87. J'ai par exemple coordonné le dépôt d'un pré-projet ANR PRCE sur le sujet en 2016 (coll. Marie-Stéphane Tixier et Serge Kreiter, CBGP Montpellier, Enric Frago, CIRAD la Réunion et Maxime Ferrero, société Bioline Agrosociences). Le projet n'est pas passé en seconde phase, mais la collaboration se poursuit et nous avons co-encadré deux stagiaires sur le sujet cette année en collaboration avec Maxime Ferrero. La thématique est aussi soutenue par le projet ABCD, financé par le département SPE de l'INRA. Une réponse à l'appel à projets 2017 de l'ANR est en cours d'examen sur ce même sujet.

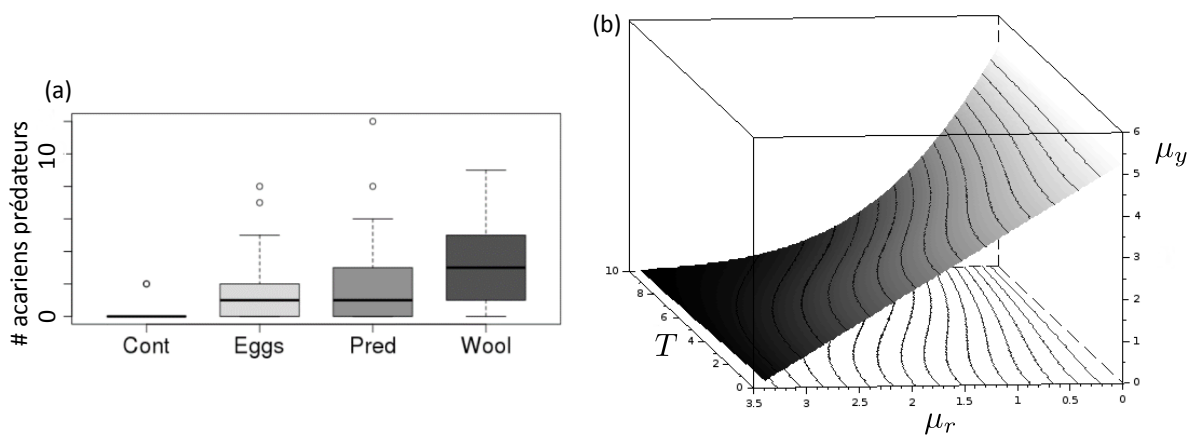


Figure 27 – (a) Expérience visant à évaluer le potentiel de ressources ou matériaux alternatifs sur l'établissement et la survie d'acariens phytoseïdes utilisés en lutte biologique. Sont rapportés le nombre d'acariens sur les feuilles sommitales de poivrons et dans les matériaux un mois après inoculation. Modalités comparées : Cont (contrôle, pas de supplémentation de ressource), Eggs (supplémentation d'oeufs d'acariens astigmatés stérilisés, produit Bioline Agrosiences), Pred (oeufs d'astigmatés + gel végétal créant des cavités propices aux phytoseïdes, produit Bioline Agrosiences), Wool (morceaux de tissus en laine). Stage de Selma Benzekri (2017). (b) Taux minimal d'introduction d'ennemis naturels μ_Y garantissant le contrôle des ravageurs en fonction du taux d'introduction des refuges artificiels μ_R et de la période inter-lâchers T , les lignes de niveau sont aussi représentées sur la surface et en projection). Plus μ_R est grand, moins μ_Y doit l'être; par ailleurs les stratégies de lâchers massifs peu fréquents sont plus efficaces que les lâchers fréquents en faible nombre. Stage d'Olivier Fauré (2017).

L'analyse de ce modèle montre assez intuitivement que plus le taux d'introduction de refuges μ_R est important, moins le taux d'introduction d'agents de lutte biologique μ_Y doit être grand pour parvenir à supprimer les ravageurs. Par ailleurs, elle montre aussi une influence de la stratégie d'introduction via la période T , puisque plus T est grand, moins μ_Y doit l'être pour contrôler les ravageurs (Figure 27 b). Cette dépendance, même si elle fait écho à d'autres travaux issus de la littérature (Rajakaruna *et al.*, 2013; Drolet et Locke, 2016), mérite des réflexions plus approfondies, d'autant que l'introduction synchronisée d'ennemis naturels et de refuges impose une contrainte additionnelle peu justifiée, outre par des contraintes de praticité d'application, et susceptible de brouiller les pistes. Ce résultat est néanmoins intéressant si on le met en parallèle avec ceux obtenus dans (Ghosh *et al.*, 2015) sur la structuration spatiale de l'environnement⁸⁸ : comme rappelé plus haut l'introduction de ressources ou de refuges additionnels crée à la fois une variabilité temporelle et une structuration spatiale, lesquelles semblent avoir des effets opposés sur l'efficacité des stratégies de lutte biologique par augmentation.

Outre ces aspects, l'ensemble des travaux que j'ai conduit sur la lutte biologique par augmentation se base sur des approches déterministes des dynamiques de population, alors même qu'en pratique elles sont affectées par des sources de stochasticité incontrôlables. Ce peut être simplement lié à des stochasticités démographique et/ou environnementale, mais aussi à l'une des plaies très spécifique de la lutte biologique par augmentation : la variabilité selon les lots dans la qualité (nombre, performance, comportement, etc.) des ennemis naturels introduits (Losey et Calvin, 1995; Van Lenteren, 2003; Collier et Van Steenwyk, 2004).

Nous avons commencé à aborder cette question avec Frédéric G. et Nicolas Bajoux lors de la seconde partie de la thèse de Nicolas. Nous nous sommes principalement concentrés sur la stochasticité dans la qualité des introductions : nous avons conservé des dynamiques de population déterministes, mais avec des variations dans la qualité (nombre) des individus introduits au cours du temps. En maintenant un taux d'introduction constant et en parcourant le compromis taille/fréquence des introductions, nous avons étudié le temps moyen à l'installation (MFPT) dans le scénario d'une population isolée soumise à des effets Allee démographiques forts. Nous avons

88. Qui, je le rappelle, montraient que les introductions fréquentes en faible densité étaient plus efficaces.

dérivé une Equation Maître qui définit le MFPT par une équation intégrale du second type depuis toutes les conditions initiales possibles. Nous avons proposé un algorithme de calcul de la solution original, basé sur une approche itérative et exploitant des résultats d'unicité de point fixe et de convergence via des arguments de petit gain. En compilant le calcul des MFPT pour les différentes stratégies d'introduction déterminées par T , on peut déterminer la stratégie minimisant l'espérance du temps à l'installation dans un contexte stochastique (Bajeux (2017), Figure 28). En parallèle, en collaboration avec Vincent Calcagno, nous avons initié une approche simulateur individuelle centrée, pour prendre en compte à la fois la stochasticité dans les introductions et dans les dynamiques des populations elles-mêmes. Ces sujets est en cours de développement dans le cadre de l'après thèse de Nicolas qui a soutenu au début de l'été 2017.

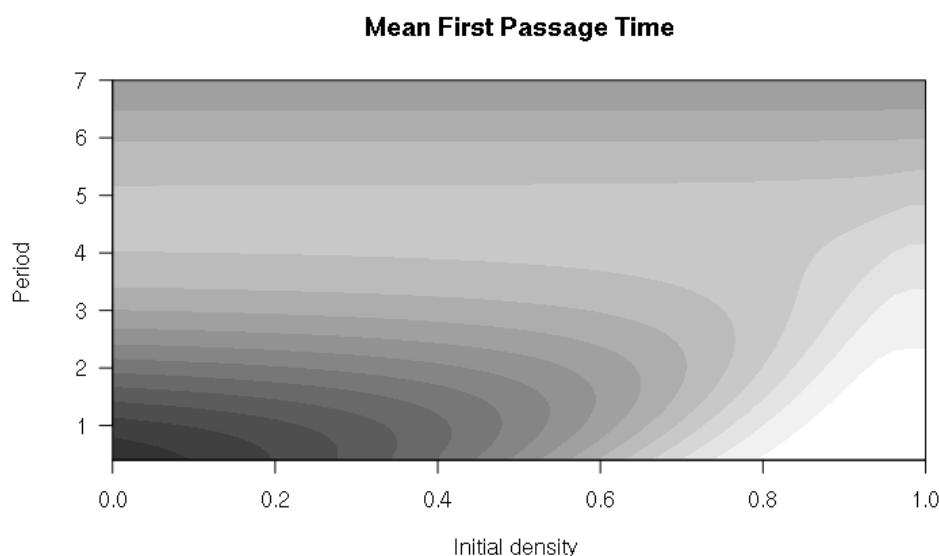


Figure 28 – Lignes de niveaux du temps moyen à l'établissement en fonction de la taille initiale de la population (en abscisses) et de la période inter-introductions T ; les couleurs sombres correspondent à des temps à l'établissement plus longs. Pour une condition initiale donnée il existe une stratégie de lâchers qui minimise l'espérance du temps à l'établissement de la population. Adapté depuis (Bajeux, 2017).

Sur le moyen terme, je compte utiliser le cadre de modélisation semi-discret que nous avons développé avec Frédéric G. pour étudier aussi d'autres formes de lutte biologique, comme la lutte autocide. Dans son acception la plus large, elle consiste à introduire des individus de l'espèce cible qui vont interférer avec le développement normal de la population visée en détournant les accouplements, en modifiant la fécondité ou le sex-ratio, en répandant une maladie, etc. Ce type de lutte est déjà utilisé contre des ravageurs agricoles comme *Drosophila suzukii*, mais aussi de plus en plus largement dans la lutte contre les vecteurs de maladies animales et humaines, notamment les moustiques. En particulier, la technique de l'insecte stérile (Dyck *et al.*, 2005), présentée par la FAO comme la première technique de contrôle des ravageurs basée sur la génétique des populations, consiste à noyer les femelles sous des flots de mâles stériles produits dans des biofabriques, afin de les empêcher de s'accoupler avec des mâles sauvages et donc rompre le cycle de vie naturel de l'espèce. D'autres techniques plus subtiles basées sur la génétique des populations ont récemment été proposées théoriquement (Gemmell *et al.*, 2013) et fait l'objet de preuves de concept expérimentales (Wolff *et al.*, 2017) comme la technique des femelles de Troie, dans laquelle des femelles répandent des mutations génétiques de l'ADN mitochondrial affectant la fertilité des mâles via la qualité du sperme, mais pas ou peu celle des femelles. D'une manière plus générale, les liens entre dynamiques et génétique des populations perturbées par des introductions sont des questions que je souhaite explorer à l'avenir.

Collaborations :

— Cécile Bresch, M2P2, ISA, INRA, CNRS, Université Côte d'Azur

- Vincent Calcagno, M2P2, ISA, INRA, CNRS, Université Côte d’Azur
- Maxime Ferrero, Bioline Agrosiences
- Frédéric Grogard, Biocore, Inria Sophia Antipolis

Encadrement d’Étudiants :

- N. Bajeux (2013-2017). Modélisation de stratégies d’introduction de populations, effets Allee et stochasticité. Co-encadrement de la thèse de doctorat avec F. Grogard. *Université Nice Sophia Antipolis*.
- S. Benzekri. Influence de l’humidité sur les matériaux biomimétiques des acarodomatia pour la lutte biologique basée sur les Phytoseïdes. Co-encadrement du stage avec C. Bresch, P. Parolin et M. Ferrero. 2e année d’Agroparistech. 2017.
- O. Fauré. Modélisation de la lutte biologique par augmentation avec ajout d’habitats alternatifs. 2e année de Polytech Nice Sophia Antipolis. 2017.
- E. Varengot. Recherche de matériaux biomimétiques des acarodomatia pour la lutte biologique basée sur les phytoseïdes. Co-encadrement du stage avec C. Bresch, P. Parolin et M. Ferrero. IUT Aix Marseille Université. 2017.

Projets :

- ABCD : Augmentative Biological Control : optimizing natural enemies Deployment. Projet financé par l’INRA-SPE. Porteur du projet. 2017-2019.

Prélèvements impulsionsnels

Analogues des problématiques d’introductions discrètes en temps d’individus dans une population à croissance continue, je m’intéresse aussi à la thématique des prélèvements dans une population. Ces prélèvements peuvent directement être liés à la mort d’individus, comme lors d’opérations de chasse pour le contrôle des populations, l’épandage d’un pesticide à faible rémanence dans un contexte agronomique (Lu *et al.*, 2003), ou encore le traitement, chimique ou radiologique, d’une tumeur⁸⁹ (Panetta, 1996). D’autres auteurs ont étudié des questions autour de la pêche (Córdova-Lepe *et al.*, 2012; Colvin *et al.*, 2012). Les prélèvements peuvent aussi correspondre à d’autres scénarios comme la vaccination impulsionsnelle (Agur *et al.*, 1993) ou la dispersion pulsée (Wang *et al.*, 2007). Ces deux processus consistent en effet aussi à prélever, ou enlever, à certains instants dans le temps, une certaine partie d’une population : de la sous population susceptible dans le cas de la vaccination, ou de la population source dans le scénario de migration.

Dans le cas où les prélèvements sont continus au cours du temps, le modèle de base est celui de Schaefer (1954), basé sur une croissance logistique et des prélèvements proportionnels à la taille de la population :

$$\dot{z} = rz \left(1 - \frac{z}{K} \right) - Ez.$$

Dans le contexte de Schaefer qui s’intéressait à une problématique halieutique, E représentait l’effort de pêche, mais dans les autres contextes il peut représenter l’effort d’émigration, l’intensité d’un traitement ou d’une politique de vaccination, *etc.* Du point de vue probabiliste, la partie prélèvement de ce modèle correspond à l’équation différentielle que suit l’espérance de la taille d’une population soumise à un processus de mort d’intensité E .

A ma connaissance, c’est historiquement dans le cadre de la vaccination que le premier modèle de prélèvement impulsionsnel a été formellement proposé⁹⁰ :

$$z(t^+) = z(t) - pz(t), \text{ quand } t = kT \quad (22)$$

$p \in [0, 1]$ représentant la proportion d’individus prélevés au temps t . Les différentes études considérant l’effet d’un pesticide (Lu *et al.*, 2003) ou d’un protocole de traitement d’une tumeur (Panetta, 1996), la dispersion pulsée (Wang *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2013), ou encore des problèmes de pêche impulsionsnelle (Córdova-Lepe *et al.*, 2012) suivent le même modèle.

89. Les individus sont des cellules ici.

90. Même si la mortalité hivernale a aussi été historiquement modélisée d’une façon semblable.

Comme dans le cas des introductions d'organismes, le formalisme (22) rend difficile la comparaison entre différents patrons temporels de prélèvement (variation de T) puisqu'augmenter la fréquence de prélèvement conduit à augmenter l'effort de prélèvement moyen par unité de temps. Cela peut se justifier dans certains cas, comme lors de la modélisation de traitements par pesticide ou d'une tumeur. Néanmoins, ce formalisme est moins convainquant lorsque l'on cherche par exemple à analyser, à taux de dispersion constant, l'influence du patron temporel de dispersion, ou encore lorsque l'on cherche à comparer, à effort de pêche constant, des stratégies de pêche impulsives à des stratégies de pêche continues.

Un modèle alternatif consiste à faire varier la proportion d'individus prélevés au moment d'un prélèvement impulsif en fonction du temps s'étant écoulé depuis le précédent instant de prélèvement, de manière à garder l'effort de prélèvement moyen constant. Dans le cas de prélèvements impulsifs périodiques de période T , un rapide calcul montre que l'effort de prélèvement moyen sur une période dans le modèle (22) vaut $\frac{1}{T} \ln\left(\frac{1}{1-p}\right)$, si bien que pour le maintenir à une valeur constante E lorsque T varie, il faut choisir $p = 1 - e^{-ET}$. Le modèle devient :

$$z(t^+) = e^{-ET} z(t), \text{ quand } t = kT \quad (23)$$

qui correspond aussi à l'espérance de la taille d'une population soumise à un processus de mort d'intensité E si les décès sont concentrés aux instants kT .

Dans (Mailleret *et al.*, 2014) nous avons commencé à aborder l'étude de l'influence des prélèvements pulsés selon le modèle (23) dans divers contextes de dynamiques de populations. Ainsi, dans le modèle de Schaefer impulsif le rendement moyen décroît avec la période inter-prélèvements, en lien avec la densité dépendance négative du taux de croissance, mais l'effort de prélèvement optimal est indépendant de cette période. Nous avons aussi étudié le modèle d'une population soumise à des effets Allee forts et une émigration pulsée. Nous avons montré que le caractère pulsé peut conduire à l'extinction de la population quel que soit l'effort d'émigration, pourvu que la période inter-prélèvement soit assez grande, alors qu'il existe une valeur seuil quand l'émigration est continue. Nous avons par ailleurs revisité l'efficacité de la vaccination pulsée et montré dans un formalisme SI très simple que les attendus d'Agur *et al.* (1993) sur l'efficacité de cette méthode de vaccination pouvaient s'inverser. Enfin, nous avons aussi considéré le cas de la migration pulsée dans une métapopulation de type stepping-stone soumise à des effets Allee à la manière de Keitt *et al.* (2001) qui a étudié ce système avec une migration continue. Ce cas est intéressant puisqu'il mêle à la fois émigration pulsée, qui est néfaste à la (sous-)population, et immigration pulsée, qui, elle, est bénéfique à la (sous-)population (p. 21 de ce document). Nous avons mis au jour un bestiaire complexe de dynamiques spatio-temporelles qui ne peuvent se produire dans le cas d'une migration continue.

Pour diverses raisons, ces travaux initiés il y a quelques temps sont un peu restés dans les cartons, mais ils constituent un des axes de recherche que je souhaite développer dans le moyen terme. A court terme cela se décline en partie par un projet de co-encadrement de thèse avec Vincent Calcagno et Thomas Guillemaud (équipe BPI, UMR ISA) sur l'influence de la migration pulsée dans les modèles de divergence génétique des populations. Flora Aubree, ancienne étudiante à l'ENS Lyon et qui a effectué son stage de Master 2 dans l'équipe M2P2, et qui vient de commencer sa thèse après avoir obtenu un financement de l'IDEX niçois UCA^{EDI} en partie sur ce sujet.

Collaborations :

- Vincent Calcagno, M2P2, ISA, INRA, CNRS, Université Côte d'Azur.
- Frédéric Grogard, Biocore, Inria Sophia Antipolis.
- Thomas Guillemaud, BPI, ISA, INRA, CNRS, Université Côte d'Azur.

Encadrement d'Étudiants :

- Flora Aubree. (2017-) Flux de gènes pulsés, divergence génétique des populations, et spéciation : étude théorique et évolution expérimentale. Co-encadrement de la thèse avec V. Calcagno et T. Guillemaud. Université Côte d'Azur.

Epidémiologie des parasites des plantes

Le second thème que je compte poursuivre concerne la modélisation et le contrôle des maladies et parasites des plantes, notamment l'optimisation de l'utilisation de variétés résistantes dans l'objectif d'une maîtrise des épidémies et d'une gestion durable des résistances. L'un des aspects concerne les virus des plantes. Ce travail a fait l'objet de la thèse d'Elsa Rousseau, notamment sur la modélisation de l'utilité d'inclure des QTL de dérive pour protéger les résistances majeures des plantes aux virus. Il nous reste un certain nombre de travaux à valoriser ou à creuser. L'autre axe applicatif traite de la gestion durable de la résistance aux nématodes phytoparasites. C'est un thème de recherche que nous avons initié depuis quelques années avec Suzanne Touzeau et Vincent Calcagno (ISA-M2P2) pour le côté modélisation, en collaboration avec Caroline Djian-Caporalino et Philippe Castagnone (ISA-IPN) qui sont spécialistes de ces nématodes. Dans ce cadre, nous co-encadrons la thèse de Samuel Nilusmas (2016-2019, financement INRA SPE, INRA MIA et région PACA soutenue par le pôle de compétitivité des filières fruits et légumes, Terralia).

Modélisation et contrôle des nématodes phytoparasites en environnement saisonnier

Les nématodes phytoparasites, et en particulier les nématodes à galles du genre *Meloidogyne*, sont des ravageurs polyphages, ubiquistes, qui ont un impact majeur sur le rendement des cultures agricoles, notamment maraîchères (e.g. tomate, poivron, courge, melon, salade, etc.). Ils sont considérés comme l'un des pathogènes de plantes les plus importants au monde (Trudgill et Blok, 2001). Chez certaines espèces végétales, des gènes de résistance majeurs, fonctionnant selon le modèle gène pour gène, ont été identifiés. Comme pour d'autres parasites ou pathogènes, l'utilisation au champ de plantes d'intérêt agronomique porteuses de ce type de résistances est perçue comme le moyen qui respecte l'environnement le plus efficace pour contrôler les nématodes (Williamson et Roberts, 2009).

L'apparition de génotypes virulents, à même de contourner les résistances, est cependant un problème majeur qui remet potentiellement en cause la durabilité de ces méthodes de lutte, mais l'existence de coûts de fitness dans les souches de nématodes virulentes (Castagnone-Sereno *et al.*, 2007) est une caractéristique qu'il est possible d'exploiter. Pour étudier cette question nous avons proposé, au cours des stages de Thomas Perrot (2014), Mathilde Mercat (2015), de celui de Samuel (2016) ainsi que du début de sa thèse, un modèle démo-génétique visant à décrire les dynamiques des populations de nématodes face à diverses pressions de sélection ou de contre-sélection de la virulence afin de proposer des stratégies de rotation optimales des variétés et d'en analyser la sensibilité et la robustesse.

Les nématodes à galles sont des organismes telluriques ayant une mobilité réduite, qui s'attaquent aux racines des plantes pour y induire des sites nourriciers sur lesquels ils se développent et se reproduisent. Leur cycle de vie est typique d'un parasite à forme libre, avec le premier stade oeuf qui est pondu par les femelles depuis les racines des plantes en lisière du sol environnant, s'y développe en larve (stade mobile), avant de contaminer d'autres éléments de racines pour continuer son développement et pondre dans le sol (fin du cycle⁹¹). Dans les agrosystèmes, ce cycle de vie est en permanence perturbé par la saisonnalité induite par les cycles plantation - arrachage, même si celle-ci ne suit pas nécessairement le cycle annuel⁹².

Nous avons choisi de décrire la dynamique d'une population de nématodes dans les racines d'une plante comme une épidémie de parasites à forme libre se développant sur une population de racines figurant un chevelu racinaire. Nous nous sommes pour cela inspirés du modèle *PSI* (forme libre - susceptible - infectieux) proposé dans (Mailleret *et al.*, 2012), à laquelle nous ajoutons un stade *E*, afin de prendre en compte le temps de maturation des femelles avant la ponte. Dans sa

91. Le nématode modèle de nos partenaires d'IPN, *M. incognita* se reproduisant de manière asexuée.

92. C'est notamment le cas pour les cultures maraîchères méditerranéennes.

version la plus simple mono-souche sur plante non-résistante, le modèle s'écrit :

$$\begin{aligned}\dot{P} &= -\beta PS - \omega P + rI, \\ \dot{S} &= F(S, E, I) - \varepsilon \beta PS, \\ \dot{E} &= \varepsilon \beta PS - \lambda E, \\ \dot{I} &= \lambda E - \alpha I,\end{aligned}\tag{24}$$

avec P , la densité de formes libres (larves) dans le sol autour des racines de la plante, S celle du chevelu racinaire non contaminé par les nématodes, E la forme latente de la racine infectée, et I la forme infectieuse depuis laquelle les femelles nématodes pondent leurs oeufs. β représente le taux de pénétration dans les racines par nématode et unité de racine, ε la taille d'un site racinaire contaminé par un nématode, $1/\lambda$ la durée moyenne de maturation des nématodes avant la ponte, $1/\alpha$ la durée moyenne de ponte, r le nombre de descendants par nématode et ω la mortalité des formes libres dans le sol. $F(S, E, I)$ représente la croissance du chevelu racinaire; nous l'avons modélisée comme pénalisée par une exponentielle décroissante de la prévalence de l'infection $\frac{E+I}{S+E+I}$. L'arrachage, l'inter culture et la plantation d'une nouvelle plante se fait par la réinitialisation $S = S_0$, $E = 0$, $I = 0$ et la survie d'une partie des formes libres des nématodes contenus dans le sol. Nous avons ajusté les valeurs des paramètres sur la base de la littérature existante et d'une expérience de suivi au cours de la saison d'une infestation de racines de tomates selon différentes densités initiales de nématodes (Ehwaethi *et al.* (1998, 2000), Figure 29).

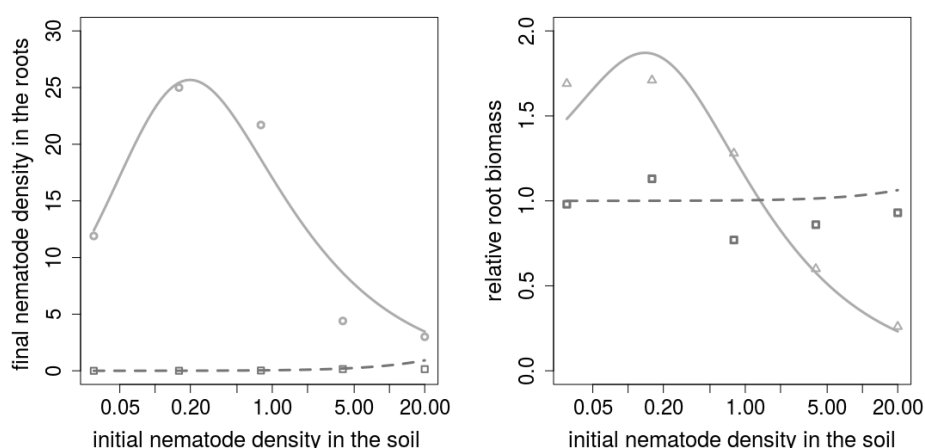


Figure 29 – Dynamique du modèle (24) ajusté sur les données de Ehwaethi *et al.* (1998, 2000) issues d'une expérience d'inoculation et de suivi au cours du temps d'infestations de nématodes phytoparasites *Meloidogyne incognita* dans le chevelu racinaire de tomates. Gauche : nombre de nématodes dans les racines des plantes à 42 jours (carrés) et 135 jours (cercles) après inoculation en fonction de la quantité de nématodes inoculés. Droite : biomasse du chevelu végétal relativement à celui d'une plante saine à 42 jours (carrés) et 135 jours (triangles) après inoculation en fonction de la quantité de nématodes inoculés. Les figures présentent les ajustements du modèle (moindres carrés) à 135 jours (lignes continues) et les prédictions à 42 jours post inoculation (tirets).

Afin d'optimiser les stratégies d'utilisation de la résistance, nous avons étendu ce modèle pour prendre en compte des plantes potentiellement résistantes et des souches de nématodes virulentes et avirulentes, les paramètres additionnels (taux de mutation, divers coûts de fitness) faisant l'objet d'analyses de sensibilité. Ce travail est en cours de développement, mais les premiers résultats montrent que, dans les zones paramétriques concernant les taux de mutation et les coûts de fitness liés à la virulence représentatives des résistances connues, les stratégies basées sur des alternances temporelles entre cultivars résistants et sensibles permettent un meilleur contrôle des populations de nématodes, et ce même sur un horizon temporel de seulement quelques cycles.

Les questions ouvertes que nous souhaitons aborder dans la suite de la thèse de Samuel concernent l'utilisation conjointe de différents gènes sources de résistance chez les plantes. Spé-

cifiquement, la question sera de déterminer si il est préférable de cultiver des plantes agronomiques porteuses de plusieurs gènes de résistance, ou bien d'alterner entre différentes résistances simples. Sur les virus, Djidjou-Demasse *et al.* (2017) ont tout récemment montré que le déploiement dans l'espace de différentes variétés porteuses de résistances simples pouvait dans certaines situations apporter un contrôle plus durable que l'utilisation de cultivars pyramidant ces mêmes résistances. Une question ouverte est de déterminer si ces conclusions sont aussi valables pour des pathogènes peu mobiles comme les nématodes, et si elles s'étendent à un déploiement des résistances par rotation et non par association spatiale.

Enfin, si à court terme l'aspect management de la résistance sera centré sur les nématodes phytoparasites⁹³, les questions autour de l'utilisation durable des résistances pour lutter contre les maladies des plantes sont nombreuses et très sûrement amenées à se décliner sur d'autres systèmes biologiques.

Collaborations :

- Vincent Calcagno, INRA-ISA M2P2.
- Philippe Castagnone, INRA-ISA IPN.
- Caroline Djian Caporalino, INRA-ISA IPN.
- Suzanne Touzeau, INRA-ISA M2P2.

Encadrement d'Étudiants :

- T. Perrot. Evolution de la virulence chez un nematode phytoparasite : modélisation et optimisation du déploiement de plantes résistantes. Co-encadrement du stage avec V. Calcagno et S. Touzeau. Master 2 Biologie Evolutive et Ecologie, Université de Montpellier 2, 2014.
- M. Mercat. Modélisation des interactions Plantes nématodes phyto-parasites ; Optimisation du déploiement de plantes résistantes. Co-encadrement du stage avec V. Calcagno et S. Touzeau. Master 1 Modélisation en Ecologie. Université de Rennes, 2015.
- S. Nilusmas. Modélisation des interactions Plantes nématodes phyto-parasites ; Optimisation du déploiement de plantes résistantes. Co-encadrement du stage avec V. Calcagno et S. Touzeau. Master 2 Statistiques, Informatique et Techniques Numériques, Université Lyon 1, 2016.
- S. Nilusmas. Gestion durable des nématodes à galles en cultures maraîchères. Modélisation et optimisation du déploiement des résistances et des pratiques agronomiques. Co-encadrement de la thèse avec C. Caporalino (direction), S. Touzeau (co-direction) et V. Calcagno. Université Côte d'Azur. Financement INRA MIA / SPE et région PACA, 2016 - .

Projets :

- Gedunem2 : Gestion durable des résistances aux nématodes, porté par Caroline Caporalino. financement INRA SMaCH, 2016.

93. Avec des aspects nématodes à galles sur plantes maraîchères comme décrit plus haut, mais aussi d'autres questions qui émergent de collaborations récentes, par exemple sur les nématodes des racines du bananier, dont le cycle de vie est différent (Collaboration avec Israel Tankam et Suzanne Touzeau, dans le cadre de l'équipe associée Cameroun-France EPITAG de l'Inria.)

Conclusion

Enfin, je tiens à vous dire que je me méfie presque instinctivement des modèles du monde qui prétendent tout englober, des théories unitaires qui prétendent tout expliquer. [...]. Les modèles que je propose ne sont que des points de départ pour la réflexion.

Le macroscope. Vers une vision globale. J. de Rosnay.

J'aurais aimé terminer ce document sur quelques réflexions autour de la modélisation, du degré de réalisme des modèles et de la métaphore de la carte à l'échelle 1 que de nombreux auteurs de L. Carroll à J.L. Borgès ou U. Eco ont revisité à travers le temps⁹⁴. Cependant, mon collègue et néanmoins ami Frédéric H. a eu très précisément la même idée que moi quelques mois avant que je n'écrive ces lignes, dans le cadre du même exercice que celui auquel je viens de me plier au long de ces pages, si bien que je n'ai pu trouver une citation originale qu'il n'ait déjà utilisée pour illustrer mon propos. J'aurais pu me retourner vers le meilleur modèle de chat de N. Wiener, mais depuis un certain automne 2013, cette référence est la marque de fabrique d'un autre collègue proche⁹⁵. J'y vais donc sans filet, ou du moins sans accroche.

Pour moi, un modèle, c'est avant tout une simplification, un point de vue, une caricature d'un système réel; c'est un instrument qui nous aide à le comprendre, à l'analyser, le conceptualiser, le contrôler, et sur cette base généraliser, tirer des principes ou des invariants candidats, tracer des parallèles. Ce n'est pas, à mon sens, une représentation la plus précise et exhaustive possible, une quête sans fin vers la prise en compte du moindre mécanisme, mais plutôt le choix assumé d'une représentation simplifiée, qui embrasse autant que se peut la complexité et la variabilité des mécanismes biologiques. Tout particulièrement dans les sciences de la vie, je conçois un modèle bien plus comme un moyen heuristique permettant de mieux comprendre les systèmes biologiques et de générer des hypothèses fondées sur des principes théoriques, que comme outil de prévision quantitatif.

Ainsi, les modèles que je préfère, mais auxquels je ne me restreins cependant pas, sont les modèles "génériques", écrits sur les bases de propriétés qualitatives des phénomènes biologiques telles que la positivité d'un terme représentant une fonction, ou le sens de variation de celui-ci en fonction d'une variable. Ce type de modélisation produit non pas des modèles, mais des familles de modèles. Ces familles, que d'Onofrio (2008) appelle méta-modèles, ou que Gross et Feudel (2006) et Kuehn *et al.* (2013) présentent comme des modèles généralisés⁹⁶, sont assez inadaptés à la simulation et à la prédiction quantitative, mais ils peuvent se prêter à l'analyse mathématique et dévoiler des prédictions qualitatives, comme l'influence de la forme d'une interaction sur les dynamiques d'un modèle. En particulier, ces modèles se prêtent à analyser comment concevoir les forçages extérieurs sur un système, afin de le guider vers un mode de fonctionnement souhaité, de manière robuste.

J'ai commencé à développer ce type d'approche au cours de ma thèse qui portait sur le contrôle d'écosystèmes microbiens en bioréacteur (Mailleret *et al.*, 2004; Mailleret, 2004). Sur des sujets en lien avec la protection des plantes, c'est la même démarche qui sous-tend les recherches conduites autour de la lutte biologique par augmentation : sous des hypothèses qualitatives sur les fonctions représentant les interactions biologiques, comme la présence ou non de densité dépendance ainsi que son signe, nous avons recherché quels étaient les stratégies les plus efficaces d'introduction d'ennemis naturels pour contrôler les ravageurs (pages 11 à 29 de ce document). D'un point de vue plus classique, l'approche méta-modèles est aussi la démarche adoptée lors du travail autour de la compensation en réponse à l'herbivorie chez les plantes et les dynamiques plantes-herbivores (pages 67 à 70) ou encore dans les travaux conduits sur l'exploitation optimale de l'environnement

94. (Carroll, 1893; Borges, 1944; Eco, 1992), merci à Palsky (1999) pour sa ballade aigre-douce dans les méandres de cet exercice littéraire.

95. Jean-Luc, avec plaisir!

96. Que j'appelais des modèles "mal connus" lorsque j'étais plus jeune (Mailleret, 2004).

par des consommateurs solitaires (pages 61 à 63). L'intérêt de parvenir à des conclusions robustes à la formulation précise du modèle, i.e. des prédictions qualitatives, me semble évident en ce qu'il minimise le risque que ces conclusions dépendent d'une structure mathématique précise, et ainsi, en principe, minimise les risques de perte de validité lors d'une transposition de la prédiction au système réel. Je me souviens cependant qu'il faut parfois batailler, et que nous avons dû convaincre un reviewer de notre démarche lors de l'examen de l'article (Nundloll *et al.*, 2010a). En conclusion, nous dûmes ainsi argumenter qu'il nous semblait essentiel de rechercher les familles les plus larges de modèles pour lesquelles une conclusion générique s'applique, ce qui permet ainsi d'identifier les caractéristiques biologiques qui sont à l'origine de ces conclusions, et à l'inverse, celles qui les invalident. C'est une démarche à laquelle je suis attaché mais qui n'est néanmoins pas toujours facile, ou pas toujours possible ou adaptée au problème, si bien que je me promène aussi sur d'autres chemins de modélisation.

Une autre approche que je suis volontiers est de chercher à identifier dans les interactions entre populations, des mécanismes⁹⁷ responsables de certains patrons dans les dynamiques. Le but ici est de faire la preuve de concept de l'effet de tel type d'interaction, sans nécessairement chercher un haut degré de généralité. Parmi mes travaux, un bon exemple est apporté par Mailleret *et al.* (2012), où nous montrons comment la présence de densité dépendance dans les infections primaires chez des pathogènes de plantes peut permettre une co-existence de plusieurs souches, co-existence qui est impossible sans ce mécanisme. Ces preuves de concepts restent néanmoins potentiellement peu robustes et structurellement sensibles à la forme précise des modèles (Cordoleani *et al.*, 2011), si bien qu'un lien fort avec les données expérimentales est souvent bienvenu. C'est ce que nous avons pu en partie faire sur le lien entre saisonnalité et diversité/diversification évolutive chez les pathogènes de plantes, en proposant la preuve de concept (Mailleret *et al.*, 2012; Hamelin *et al.*, 2011) et en la mettant à l'épreuve du réel sur un pathosystème particulier (Hamelin *et al.*, 2016), cf. pages 41 à 48. Les modèles computationnels que nous développons en parallèle d'expérimentations en mésocosmes ont aussi cette même ambition de produire et tester des hypothèses théoriques sur le fonctionnement des populations (pages 31 à 40). Cette démarche n'est pas incompatible avec l'approche plus générique présentée plus haut, elle en est même souvent le précurseur : de bons exemples sont rapportés dans mes travaux autour de la lutte biologique, où des résultats formulés sur des modèles aux formes relativement précises ont pu servir de support à des généralisations qui sont apparues dans un second temps, e.g. (Mailleret et Grogard, 2006) puis (Mailleret et Grogard, 2009), (Nundloll *et al.*, 2010b) puis (Nundloll *et al.*, 2010a) ou encore (Bajeux *et al.*, 2014) puis (Bajeux, 2017).

Enfin, je pratique aussi, lorsque nécessaire, une modélisation qui vise à fournir des prédictions quantitatives. La question de savoir comment déployer des plantes résistantes pour garantir rendement des cultures et durabilité de la lutte illustre bien cette problématique (pages 48 à 55). Tout d'abord, même en cherchant à se concentrer sur l'essentiel, les modèles pouvant aider à répondre à ce type de questions peuvent rapidement atteindre une dimension qui se prête mal à l'analyse mathématique. Ensuite, même avec des formulations simpl(ist)es des interactions, l'éventail des dynamiques produites selon les valeurs des paramètres fait que la réponse à la question de comment déployer les résistances va de "partout, tout le temps" à "nulle part, jamais". Dans ce cas de figure, nul principe qualitatif à rechercher, nul mécanisme à identifier. Il est cependant possible de tenter d'apporter des recommandations en restreignant les modèles à des valeurs réalistes de l'espace des paramètres, en identifiant des scénarios types (Fabre *et al.*, 2012, 2015) ou en ajustant le modèle à des données expérimentales (Nilusmas *et al.*, 2017), puis en étudiant la sensibilité des recommandations à des variations de ces paramètres. Ce type d'approche fournit une base tangible et quantitative pour évaluer les pratiques et éventuellement des recommandations sur comment les aménager. Par exemple, dans les travaux qui sont en cours dans le cadre de la thèse de Samuel, nous montrons que le mode d'utilisation typique des résistances dans la lutte contre les nématodes basé sur leur utilisation extensive, est non optimal et ne permet pas de tirer parti des coûts liés à la virulence que subissent les nématodes contournants. Ce type de recherches participe d'une approche méthodologique en partie nouvelle pour moi, avec une tentative plus affirmée de proposer des modèles quantitatifs à visées prédictives, basés sur des données. Cela traduit une

97. Type de dépendance, forme fonctionnelle, etc.

inflexion, au fil des collaborations et des questions, des recherches que je conduis avec une plus grande place donnée à l'aspect expérimental, mais ne remet pas en cause l'intérêt que je porte à l'approche heuristique.

Pour finir, c'est un exercice intéressant que de revisiter a posteriori ses travaux et tenter d'en identifier les lignes de force, directions qui guideront aussi les projets futurs. Mais c'est aussi très long. L'exercice n'est pas linéaire et on assiste au cours de l'écriture à l'étrange ballet des perspectives jetées hier, devenues résultats aujourd'hui, et portant certaines des questions de demain, si bien qu'à un moment il faut savoir forcer la boucle à terminer.

Et, comme disait mon grand-père, ça fait du bien quand ça s'arrête.

Bibliographie

- M. M. Abang, M. Baum, S. Ceccarelli, S. Grando, C. Linde, A. Yahyaoui, J. Zhan et B. A. McDonald : Differential selection on *rhynchosporium secalis* during parasitic and saprophytic phases in the barley scald disease cycle. *Phytopathology*, 96:1214–1222, 2006.
- P. A. Abrams et H. Matsuda : Positive indirect effects between prey species that share predators. *Ecology*, 77:610–616, 1996.
- A. Agrawal : Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in Plant Science*, 5(7):309–313, 2000.
- G. N. Agrios : *Plant pathology*. Academic Press, 2005.
- Z. Agur, L. Cojocar, G. Mazar, R. M. Anderson et Y. L. Danon : Pulse mass measles vaccination across age cohorts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, 90(24):11698–11702, déc. 1993.
- K. Aihara et H. Suzuki : Theory of hybrid dynamical systems and its applications to biological and medical systems. *Philosophical Transactions Of The Royal Society A - Mathematical Physical And Engineering Sciences*, 368(1930):4893–4914, 2010. ISSN 1364-503X.
- A. Akhmetzhanov, P. Bernhard, F. Grogard et M. L. : A method to construct unbeatable strategies in population dynamics models. in preparation.
- A. R. Akhmetzhanov, P. Bernhard, F. Grogard et L. Mailleret : Dynamic game for optimal resource allocation of annual plants and grazing consumers. In *European Conference on Mathematical and Theoretical Biology*, Krakow, Poland, 2011a. URL <https://hal.inria.fr/hal-00848375>.
- A. R. Akhmetzhanov, F. Grogard et L. Mailleret : Optimal life-history strategies in seasonal consumer-resource dynamics. *Evolution*, 65(11):3113–3125, 2011b. URL <https://hal.inria.fr/hal-00848376>.
- W. Allee, O. Park, A. Emerson et T. P. an K.P. Schmidt : *Principles of animal Ecology*. W.B. Saunders Company, 1949.
- D. Alstad et D. Andow : Managing the evolution of insect resistance to transgenic plants. *Science*, 268: 1894–1896, 1995.
- F. Altermatt, E. A. Fronhofer, A. Garnier, A. Giometto, F. Hammes, J. Klecka, D. Legrand, E. Mächler, T. M. Massie, F. Pennekamp, M. Plebani, M. Pontarp, N. Schtickzelle, V. Thuillier et O. L. Petchey : Big answers from small worlds : a user's guide for protist microcosms as a model system in ecology and evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(2):218–231, 2015. ISSN 2041-210X. URL <http://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.12312>.
- P. Amarasekare : Competitive coexistence in spatially structured environments : a synthesis. *Ecology Letters*, 6:1109–1122, 2003.
- R. Arditi et L. R. Ginzburg : *How Species Interact : Altering the Standard View on Trophic Ecology*. Oxford University Press, 2012.
- R. Arditi et L. Ginzburg : Coupling in predator-prey dynamics : ratio-dependence. *Journal of Theoretical Biology*, 139:311–326, 1989.
- R. Armstrong et R. McGehee : Competitive exclusion. *The American Naturalist*, 115(2):151–170, 1980.
- P. Auger, R. B. de la Parra, J. C. Poggiale, E. Sanchez et L. Sanz : Aggregation methods in dynamical systems and applications in population and community dynamics. *Physics Of Life Reviews*, 5(2):79–105, juin 2008.
- N. Bacaër : *A short history of mathematical population dynamics*. Springer, 2011.
- D. Bainov et P. Simeonov : *System with impulsive effect : stability, theory and applications*. John Wiley & Sons, 1989.
- N. Bajeux : *Modélisation de stratégies d'introduction de populations, effets Allee et stochasticité*. Thèse de doctorat, Université Côte d'Azur, 2017.
- N. Bajeux, F. Grogard et L. Mailleret : Augmentative biocontrol when natural enemies are subject to allee

- effects. *Journal of Mathematical Biology*, 74(7):1561–1587, 2017.
- N. Bajeux : Effets allee dans les modèles de dynamique de population semi-discrets. Mémoire de D.E.A., Polytech Nice Sophia Antipolis, 5e année, option Mathématiques Appliquées et Modélisation, 2013.
- N. Bajeux, F. Grognaud et L. Mailleret : Introduction strategies for biological control agents subject to Allee effects. In *21st International Symposium on Mathematical Theory of Networks and Systems*, Groningen, Netherlands, juil. 2014. URL <https://hal.inria.fr/hal-00968180>.
- A. Bazykin : *Nonlinear dynamics of interacting populations*. World Scientific, Singapore, 1998.
- J. R. Beddington : Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *Journal of Animal Ecology*, 44:331–340, 1975.
- R. Beddington, J. C. Free et J. Lawton : Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations. *Nature*, 255:58–60, 1975.
- M. Begon, C. R. Townsend et J. L. Harper : *Ecology, from Individuals to Ecosystems*, 4th edition. Blackwell Publishing, 2006.
- A. Belsky : Does herbivory benefit plants? a review of the evidence. *American Naturalist*, 127(6):870–892, 1986.
- A. Belsky, W. Carson, C. Jensen et F. G. : Overcompensation by plants : herbivore optimization or red herring? *Evolutionary Ecology*, 7:109–121, 1993.
- P. Bernhard, F. Grognaud, L. Mailleret et A. Akhmetzhanov : ESS for life-history traits of cooperating consumers facing cheating mutants. Research Report RR-7314, INRIA, juin 2010. URL <https://hal.inria.fr/inria-00491489>.
- R. J. H. Beverton et S. J. Holt : On the dynamics of exploited fish populations. In *Fisheries Investigations, Series 2*, vol. 19. Her Majesty's Stationary Office, London, 1957.
- L. Bird et R. Akhurst : Effects of host plants species on fitness costs of bt resistance in *helioverpa armigera* (lepidoptera : Noctuidae). *Biological Control*, 40:196–203, 2007.
- A. Bompard, I. Amat, X. Fauvergue et T. Spataro : Host-parasitoid dynamics and the success of biological control when parasitoids are prone to allee effects. *PLoS One*, 8(e76):768, 2013.
- O. Bonnefon, J. Coville, J. Garnier, F. Hamel et L. Roques : The spatio-temporal dynamics of neutral genetic diversity. *Ecological Complexity*, 20:282–292, 2014.
- J. L. Borges : *Ficciones*. 1944.
- C. Bresch, L. Carlesso, R. Suay, L. van Oudenhoove, S. Touzeau, H. Fatnassi, L. Ottenwaelder, B. Paris, C. Poncet, L. Mailleret, G. Messelink et P. P. : Searching for artificial habitats for predatory mites. in revision.
- B. Brogliato : *Nonsmooth Mechanics*, 2nd ed. Springer, Berlin, 1999.
- B. Brown et T. Allen : The importance of scale in evaluating herbivory impacts. *Oikos*, 54(2):189–194, 1989.
- J. Brown et A. Kodric-Brown : Turnover rates in insular biogeography - effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58:445–449, 1977.
- G. Buffoni, M. P. Cassinari, M. Groppi et M. Serluca : Modelling of predator-prey trophic interactions. part i : two trophic levels. *Journal Of Mathematical Biology*, 50(6):713–732, juin 2005.
- G. Buffoni et G. Gilioli : A lumped parameter model for acarine predator-prey population interactions. *Ecological Modelling*, 170(2-3):155–171, déc. 2003.
- J. Burdon et P. Thrall : Pathogen co-evolution across the agro-ecological interface : implications for disease management. *Evolutionary Applications*, 1:57–65, 2008.
- V. Calcagno, F. Grognaud, F. M. Hamelin, E. Wajnberg et L. Mailleret : The functional response predicts the effect of resource distribution on the optimal movement rate of consumers. *Ecology Letters*, 17(12):1570–1579, 2014a. ISSN 1461-0248.
- V. Calcagno, L. Mailleret, E. Wajnberg et F. Grognaud : How optimal foragers should respond to habitat changes : a reanalysis of the Marginal Value Theorem. *Journal of Mathematical Biology*, 69(5):1237–1265, nov. 2014b. URL <https://hal.inria.fr/hal-00871355>.
- L. Carroll : *Sylvie and Bruno concluded*. 1893.
- M. L. Carson : Aggressiveness and perennation of isolates of *cochliobolus heterostrophus* from north carolina. *Plant Disease*, 82(1043–1047), 1998.
- P. Castagnone-Sereno, M. Bongiovanni et E. Wajnberg : Selection and parasite evolution : a reproductive fitness cost associated with virulence in the parthenogenetic nematode *meloidogyne incognita*. *Evolutionary Ecology*, 21:259–270, 2007.
- M. Castel : *Ecologie et évolution théoriques des parasites de plantes annuelles*. Thèse de doctorat, Agrocampus

- Ouest, 2013.
- M. Castel, L. Mailleret, D. Andrivon, V. Ravigné et F. M. Hamelin : Allee effects and the evolution of polymorphism in cyclical parthenogens. In *Conférences Jacques Monod : Avancées récentes sur l'évolution du sexe et des systèmes génétiques*, Roscoff, France, 2013. URL <https://hal.inria.fr/hal-00853199>.
- E. L. Charnov : Optimal foraging : the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9:129–136, 1976.
- E. L. Charnov, T. F. Turner et K. O. Winemiller : Reproductive constraints and the evolution of life histories with indeterminate growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001.
- P. Chesson et R. Warner : Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist*, 117(6):923–943, 1981.
- T. Collier et R. Van Steenwyk : A critical evaluation of augmentative biological control. *Biological Control*, 31(2):245–256, 2004.
- M. Colvin, C. Pierce et T. Stewart : Semidiscrete biomass dynamic modeling : an improved approach for assessing fish stock responses to pulsed harvest events. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(10):1710–1721, 2012.
- H. Comins, M. Hassell et R. May : The spatial dynamics of host parasitoid systems. *Journal of Animal Ecology*, 61:735–748, 1992.
- F. Cordoleani, D. Nerini, M. Gauduchon, A. Morozov et J. C. Poggiale : Structural sensitivity of biological models revisited. *Journal of Theoretical Biology*, 283(1):82–91, 2011.
- F. Courchamp, T. Clutton-Brock et B. Grenfell : Inverse density dependence and the allee effect. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(10):405–410, oct. 1999.
- F. Courchamp, B. J et J. Gascoigne : *Allee effects in ecology and conservation*. Oxford University Press, 2008.
- J. Cushing : Two species competition in a periodic environment. *Journal of Mathematical Biology*, 10(4):385–400, 1980.
- J. Cushing, R. Costantino, B. Dennis, R. Desharnais et S. Henson : *Chaos in Ecology : experimental nonlinear dynamics*. Academic Press Ltd Elsevier Science Ltd, 2003.
- F. Córdova-Lepe, R. Valle et G. Robledo : A pulse fishery model with closures as function of the catch : Conditions for sustainability. *Mathematical Biosciences*, 239(1):169–177, 2012.
- H. De Jong, J. Gouze, C. Hernandez, M. Page, T. Sari et J. Geiselmann : Qualitative simulation of genetic regulatory networks using piecewise-linear models. *Bulletin of Mathematical Biology*, 66(2):301–340, MAR 2004. ISSN 0092-8240.
- D. L. DeAngelis, R. A. Goldstein et R. O'Neill : A model for trophic interaction. *Ecology*, 56:881–892, January 1975.
- P. DeBach, éd. *Biological control of insect pests and weeds*. Reinhold Publishing Corporation, 1964.
- F. Dercole et S. Rinaldi : *Analysis of evolutionary processes. The adaptive dynamics approach and its applications*. Princeton University Press, 2008.
- J. Diamond : The island dilemma : Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, 1975.
- R. Djidjou-Demasse, B. Moury et F. Fabre : Mosaics often outperform pyramids : insights from a model comparing strategies for the deployment of plant resistance genes against viruses in agricultural landscapes. *New Phytologist*, 216(1):239–253, 2017.
- A. d'Onofrio : Metamodeling tumor-immune system interaction, tumor evasion and immunotherapy. *Mathematical and computer modelling*, 47:614–637, 2008.
- A. D'Onofrio et A. Gandolfi : Tumour eradication by antiangiogenic therapy : analysis and extensions of the model by hahnfeldt et al. (1999). *Mathematical Biosciences*, 191(2):159–184, oct. 2004.
- J. Drake et A. Kramer : Allee effects. *Nature Education Knowledge*, 3(10):2, 2011.
- D. Drolet et A. Locke : Relative importance of propagule size and propagule number for establishment of non-indigenous species : a stochastic simulation study. *Aquatic Invasions*, 11(1):101–110, 2016.
- K. L. S. Drury, J. M. Drake, D. M. Lodge et G. Dwier : Immigration events dispersed in space and time : Factors affecting invasion success. *Ecological Modelling*, 206:63–78, 2007.
- V. A. Dyck, J. Hendrichs et A. S. Robinson, éd. *Sterile Insect Technique. Principles and Practice in Area-Wide Integrated Pest Management*. Springer, 2005.
- M. Dyer, C. Turner et T. Seastedt : Herbivory and its consequences. *Ecological Applications*, 1:10–16, 1993.
- U. Eco : *Il secondo diario minimo*. 1992.

-
- M. E. Ehwaethi, M. J. Elliott, J. M. McNicols, M. S. Phillips et D. L. Trudgill : Modelling nematode population growth and damage. *Crop protection*, 19:739–745, 2000.
- M. E. Ehwaethi, M. S. Phillips et D. L. Trudgill : Dynamics of damage to tomato by *meloïdogyne incognita*. *Fundamental and applied nematology*, 21(5):627–635, 1998.
- G. Ermentrout : Type I membranes, phase resetting curves, and synchrony. *Neural Computation*, 8:979–1001, 1996.
- E. S. Everleigh et D. A. Chant : Experimental studies : the effects of predator density on prey consumption, predator searching efficiency, and the functional response to prey density (Acarina : Phytoseiidae). *Canadian Journal of Zoology*, 60:611–629, 1982.
- F. Fabre, E. Rousseau, L. Mailleret et B. Moury : Durable strategies to deploy plant resistance in agricultural landscapes. *New Phytologist*, 193(4):1064–1075, 2012. URL <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01019383>.
- F. Fabre, E. Rousseau, L. Mailleret et B. Moury : Epidemiological and evolutionary management of plant resistance : optimizing the deployment of cultivar mixtures in time and space in agricultural landscapes. *Evolutionary Applications*, 8(10):919–932, 2015. ISSN 1752-4571. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/eva.12304/abstract>.
- X. Fauvergue : A review of mate-finding allee effects in insects : from individual behavior to population management. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 146:79–92, 2012.
- X. Fauvergue et K. Hopper : Fecund wasps in the new world : experimental biological control introductions reveal a demographic allee effect. *Population Ecology*, 51:385–397, 2009.
- N. Feau, A. Lauron-Moreau, D. Piou, B. Marçais, C. Dutech et M. Desprez-Loustau : Niche partitioning of the genetic lineages of the oak powdery mildew complex. *Fungal Ecology*, 5:154–162, 2012.
- A. Filippov : *Differential equations with discontinuous righthand sides*. Kluwer Academic Publishers, 1988.
- R. Fisher : The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Eugenics*, 7:353–369, 1937.
- B. Fitt, Y. Huang, F. van den Bosch et W. J.S. : Coexistence of related pathogen species on arable crops in space and time. *Annual Review of Phytopathology*, 44:163–182, 2006.
- H. Flor : Current status of the gene-for-gene concept. *Annual Review of Phytopathology*, 9:275–296, 1971.
- J. Friedman et J. Gore : Ecological systems biology : The dynamics of interacting populations. *Current Opinion in Systems Biology*, 1:114–121, 2017.
- S. Gandhi, E. Yurtsev, K. Korolev et J. Gore : Range expansions transition from pulled to pushed waves as growth becomes more cooperative in an experimental microbial population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016.
- K. A. Garrett et R. Bowden : An allee effect reduces the invasive potential of *tilletia indica*. *Phytopathology*, 92:1152–1159, 2002.
- F. García-Arenal et B. McDonald : An analysis of the durability of resistance to plant viruses. *Phytopathology*, 93:941–952, 2003.
- G. F. Gause : *The struggle for existence*. Dover Publications, Inc., 1934.
- N. Gemmell, A. Jalilzadeh, R. Didham, T. Soboleva et D. Tompkins : The trojan female technique : a novel, effective and human approach for pest population control. *Proceedings of the Royal Society B*, 280(20132549), 2013.
- P. Georgescu, H. Zhang et L. S. Chen : Bifurcation of nontrivial periodic solutions for an impulsively controlled pest management model. *Applied Mathematics and Computation*, 202(2):675–687, août 2008.
- S. A. H. Geritz et E. Kisdi : On the mechanistic underpinning of discrete-time population models with complex dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, 228(2):261–269, mai 2004.
- S. A. H. Geritz, E. Kisdi, G. Meszén et J. A. J. Metz : Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology*, 12(1):35–57, jan. 1998.
- U. Gerson, R. L. Smiley et R. Ochoa, éd. *Intraguild Predation and Other Interactions Among Acarine Biocontrol Agents*, chap. 42. Blackwell Publishing Ltd, 2007.
- B. Ghosh, F. Grogard et L. Mailleret : Natural enemies deployment in patchy environments for augmentative biological control. *Applied Mathematics and Computation*, 266(1):982–999, 2015. URL <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01171118>.
- M. Ghosh et A. Pugliese : Seasonal population dynamics of ticks, and its influence on infection transmission : a semi-discrete approach. *Bulletin Of Mathematical Biology*, 66(6):1659–1684, nov. 2004.
- A. Giometto, A. Rinaldo, F. Carrara et F. Altermatt : Emerging predictable features of replicated biological

- invasion fronts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111 (1):297–301, 2014.
- R. Goebel, R. G. Sanfelice et A. R. Teel : Hybrid dynamical systems. *IEEE Control Systems Magazine*, p. 28–93, April 2009.
- B. Goh : Global stability in two species interactions. *Journal of Mathematical Biology*, 3:313–318, 1976.
- B. Goh : *Management and Analysis of Biological Populations*. Elsevier Scientific Publishing Company, 1980.
- T. Gross et U. Feudel : Generalized models as an universal approach to the analysis of nonlinear dynamical systems. *Physical Review E*, 73:016205–14, 2006.
- Y. Gruntfest, R. Arditi et Y. Dombrovsky : A fragmented population in a varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 185:539–547, 1997.
- W. M. Haddad, V. Chellaboina et S. G. Nersesov : *Impulsive and Hybrid Dynamical Systems*. Princeton University Press, 2006.
- F. M. Hamelin, A. Bisson, M. L. Desprez Loustau, F. Fabre et M. L. : Temporal niche differentiation of parasites sharing the same plant host : oak powdery mildew as a case study. *Ecosphere*, 7(11), 2016.
- F. M. Hamelin, M. Castel, S. Poggi, D. Andrivon et L. Mailleret : Seasonality and the evolutionary divergence of plant parasites. *Ecology*, 92:2159–2166, 2011. URL <https://hal-agrocampus-ouest.archives-ouvertes.fr/hal-00729263>.
- I. Hanski et O. Gaggiotti : *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. Academic Press, San Diego, 2004.
- P. Harris : A possible explanation of plant yield increase following insect damage. *Agro-ecosystems*, 1:219–225, 1974.
- M. P. Hassell : *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Monographs in Population Biology. Princeton University Press, 1978.
- M. Heino et V. Kaitala : Optimal resource allocation between growth and reproduction in clams : Why does indeterminate growth exist? *Functional Ecology*, 10(2):245–251, avr. 1996.
- D. Hilbert, D. Swift, J. Detling et M. Dyer : Relative growth rate and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, 51:14–18, 1981.
- J. Holland et D. DeAngelis : Consumer-resource theory predicts dynamic transition between outcomes of inter-specific interactions. *Ecology Letters*, 12:1357–1366, 2009.
- J. Holland et D. DeAngelis : A consumer-resource approach to the density-dependant population dynamics of mutualism. *Ecology*, 91(5):1286–1295, 2010.
- C. S. Holling : Principles of insect predation. *Annual Review of Entomology*, 6:163–182, 1961.
- R. D. Holt : Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12-2:197–229, 1977.
- C. Huffaker : Experimental studies on predation : Dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia*, 27(14):343–383, 1958.
- A. R. Ives, K. Gross et V. A. A. Jansen : Periodic mortality events in predator-prey systems. *Ecology*, 81(12):3330–3340, déc. 2000.
- Y. Iwasa et D. Cohen : Optimal growth schedule of a perennial plant. *The American Naturalist*, 133-4:480–505, 1989.
- J. Jeschke, M. Kopp et R. Tollrian : Predator functional responses : discriminating between handling and digesting prey. *Ecological Monographs*, 72:95–112, 2002.
- A. R. Kanarek, C. T. Webb, M. Barfield et R. D. Holt : Allee effects, aggregation, and invasion success. *Theoretical Ecology*, 6(2):153–164, 2013.
- J. Kean et N. Barlow : Effects of dispersal on local population increase. *Ecology Letters*, 3(6):479–482, 2000.
- T. H. Keitt, M. A. Lewis et R. D. Holt : Allee effects, invasion pinning, and species' borders. *The American Naturalist*, 157-2:203–216, 2001.
- C. Kelly : Plant foraging : a marginal value model and coiling response in cuscutea subinclusa. *Ecology*, 71: 1916–1925, 1990.
- W. Kermack et A. McKendrick : Contributions to the mathematical theory of epidemics. ii : the role of endemicity. *Proceedings of the Royal Society A*, 138:55–83, 1932.
- M. Kimura et G. Weiss : The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics*, 49(4):561–576, 1964.

-
- A. Kolmogorov, I. Petrovskii et N. Piskunov : A study of the diffusion equation with increase in the amount of substance, and its application to a biological problem. *Bull. Moscow Univ., Math. Mech.*, 1:1–25, 1937.
- V. A. Kostitzin : *Biologie Mathématique*, vol. 200. Collection Armand Colin, 1937.
- V. Krivan : Optimal foraging and predator-prey dynamics. *Theoretical Population Biology*, 49(3):265–290, juin 1996.
- V. Krivan et A. Sikder : Optimal foraging and predator-prey dynamics, ii. *Theoretical Population Biology*, 55(2):111–126, avr. 1999.
- C. Kuehn, S. Siegmund et T. Gross : Dynamical analysis of evolution equations in generalized models. *IMA journal of applied mathematics*, 78:1051–1077, 2013.
- V. Kumar, Y. Xiao, C. McKenzie et L. Osborne : Early establishment of the phytoseiid mite amblyseius swirskii (acari : Phytoseiidae) on pepper seedlings in a predator-in-first approach. *Experimental and Applied Acarology*, 65(4):465–481, 2015.
- A. Lakmeche et O. Arino : Nonlinear mathematical model of pulsed-therapy of heterogeneous tumors. *Nonlinear Analysis-Real World Applications*, 2(4):455–465, déc. 2001.
- V. Lakshmikantham, D. Baïnov et P. S. Simeonov : *Theory of impulsive differential equations*, vol. 6. World scientific, 1989.
- R. Lande, S. Engen et B. Saether : *Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation*. Oxford University Press, 2003.
- J. Leach, C. Vera Cruz, J. Bai et H. Leung : Pathogen fitness penalty as a predictor of durability of disease resistance genes. *Annual Review of Phytopathology*, 39:187–224, 2001.
- A. Lebon, L. Mailleret, Y. Dumont et F. Grogard : Direct and apparent compensation in plant-herbivore interactions. *Ecological Modelling*, 290:192–203, 2014.
- A. Lebon, L. Mailleret, F. Grogard et Y. Dumont : Modelling plant compensatory effects in plant-insect dynamics. In *4th International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications*, (PMA 2012), p. 212–219, Shanghai, China, 2012. IEEE. URL <https://hal.inria.fr/hal-00848422>.
- V. Lemesle, L. Mailleret et M. Vaissayre : Role of spatial and temporal refuges in the evolution of pest resistance to toxic crops. *Acta Biotheoretica*, 58(2-3):French-Speaking Soc Theoretical Biology, sept. 2010.
- P. H. Leslie : Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 35:213–245, 1948.
- P. H. Leslie et J. C. Gower : The properties of a stochastic model for predator-prey type of interaction between two species. *Biometrika*, 47:219–234, 1960.
- R. Levins et M. Wilson : Ecological theory and pest management. *Annual Review of Entomology*, 1980.
- B. Liu, L. S. Chen et Y. J. Zhang : The dynamics of a prey-dependent consumption model concerning impulsive control strategy. *Applied Mathematics and Computation*, 169(1):305–320, oct. 2005a.
- B. Liu, L. S. Chen et Y. J. Zhang : The dynamics of a prey-dependent consumption model concerning impulsive control strategy. *Applied Mathematics and Computation*, 169(1):305–320, 2005b.
- B. Liu, Y. J. Zhang et L. S. Chen : Dynamic complexities of a Holling I predator-prey model concerning periodic biological and chemical control. *Chaos, Solitons & Fractals*, 22:123–134, 2004.
- X. N. Liu et L. S. Chen : Complex dynamics of holling type ii lotka-volterra predator-prey system with impulsive perturbations on the predator. *Chaos Solitons & Fractals*, 16(2):311–320, mars 2003.
- J. E. Losey et D. D. Calvin : Quality assessment of four commercially available species of trichogramma (hymenoptera : Trichogrammatidae). *Journal of Economic Entomology*, 88(5):1243–1250, 1995.
- A. Lotka : *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, 1925.
- Z. H. Lu, X. B. Chi et L. S. Chen : Impulsive control strategies in biological control of pesticide. *Theoretical Population Biology*, 64(1):39–47, août 2003.
- L. V. Madden, G. Hugues et F. van den Bosch : *The study of plant disease epidemics*. American Phytopathological Society, 2007.
- L. V. Madden et F. Van den Bosch : A population-dynamics approach to assess the threat of plant pathogens as biological weapons against annual crops. *Bioscience*, 52(1):65–74, jan. 2002.
- S. Maggi et S. Rinaldi : A second-order impact model for forest fire regimes. *Theoretical Population Biology*, 70(2):174–182, sept. 2006.
- L. Mailleret, O. Bernard et J. P. Steyer : Nonlinear adaptive control for bioreactors with unknown kinetics. *Automatica*, 40(8):1379–1385, août 2004.
- L. Mailleret : *Stabilisation globale de systèmes dynamiques positifs mal connus*. Theses, Université Nice Sophia

- Antipolis, mai 2004. URL <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00006700>.
- L. Mailleret, M. Castel, J. Montarry et F. Hamelin : From elaborate to compact seasonal plant epidemic models and back : is competitive exclusion in the details? *Theoretical Ecology*, 5:311–324, 2012. URL <https://hal.inria.fr/hal-00848425>.
- L. Mailleret et F. Grogard : Optimal release policy for prophylactic biological control. Research Report RR-5849, INRIA, 2006. URL <https://hal.inria.fr/inria-00070177>.
- L. Mailleret et F. Grogard : Global stability and optimisation of a general impulsive biological control model. *Mathematical Biosciences*, 221(2):91–100, oct. 2009. URL <https://hal.inria.fr/hal-01090139>.
- L. Mailleret et V. Lemesle : A note on semi-discrete modelling in the life sciences. *Philosophical Transactions of the Royal Society A - Mathematical Physical and Engineering Sciences*, 367(1908):4779–4799, 2009.
- L. Mailleret, V. Lemesle, F. M. Hamelin, V. Calcagno et F. Grogard : Modelling populations subjected to pulsed taking regimes. In *9th European Conference on Mathematical and Theoretical Biology*, Goteborg, Sweden, juin 2014. URL <https://hal.inria.fr/hal-01087514>.
- B. McDonald et C. Linde : Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 40:349–379, 2002.
- S. McNaughton : Grazing as an optimisation process : grass-ungulate relationships in the serengeti. *The American Naturalist*, 113:691–703, 1979.
- S. McNaughton : Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 40:329–336, 1983.
- M. Meisner, J. Harmon et A. Ives : Presence of an unsuitable host diminishes the competitive superiority of an insect parasitoid : a distraction effect. *Population Ecology*, 49:347–355, 2007.
- G. Messelink, J. Bennisson, O. Alomar, B. Ingegno, L. Tavella, L. Shipp, E. Palesky et F. Wäckers : Approaches to conserving natural enemy populations in greenhouse crops : current methods and future prospects. *Biocontrol*, 59:377–393, 2014.
- J. Mohammed-Awel, K. Kopecky et J. Ringland : A situation in which a local nontoxic refuge promotes pest resistance to toxic crops. *Theoretical Population Biology*, 71:131–146, 2007.
- T. Morel Journal : *Stratégies d'introduction d'organismes dans un environnement spatialement structuré*. Thèse de doctorat, Université Nice Sophia Antipolis, 2015.
- T. Morel Journal, C. Piponiot, E. Vercken et L. Mailleret : Evidence for an optimal level of connectivity for establishment and colonization. *Biology Letters*, 12(20160704), 2016a.
- T. Morel Journal, P. Girod, L. Mailleret, A. Auguste, A. Blin et E. Vercken : The highs and lows of dispersal : how connectivity and initial population size jointly shape establishment dynamics in discrete landscapes. *Oikos*, 125(6):769–777, 2016b.
- A. Mougou, C. Dutech et D.-L. M.L. : New insights into the identity and origin of the causal agent of oak powdery mildew in europe. *Forest Pathology*, 38:275–287, 2008.
- W. W. Murdoch, C. J. Briggs et R. M. Nisbet : *Consumer-Resource Dynamics*. Princeton University Press, 2003.
- W. Murdoch : Switching in general predators : Experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs*, 39:335–354, 1969.
- J. Murray : *Mathematical Biology*. Springer-Verlag, Berlin, 2002.
- S. Nibouche, P. Guérard, N. amd Martin et M. Vaissayre : Modelling the role of refuges for sustainable management of dual-gene bt cotton in west african smallholder farming systems. *Crop Protection*, 26:828–836, 2007.
- A. Nicholson et V. A. Bailey : The balance of animal populations. part 1. *Proc. Zool. Soc. London*, 3:551–598, 1935.
- S. Nilusmas, M. Mercat, T. Perrot, S. Touzeau, V. Calcagno, C. Djian Caporalino, P. Castagnone-Sereno et M. L. : A multi-seasonal model of plant-nematode interactions and its use to identify durable plant resistance deployment strategies. In *Acta Horticulturae : Proceedings of Hortimodel 2016*, 2017.
- M. A. Nowak : Five rules for the evolution of cooperation. *Science*, 314(1560-1563), 2006.
- S. Nundloll : *Dos and don'ts in augmentative biological control : insights from mathematical modelling*. Thèse de doctorat, Université Nice Sophia Antipolis, 2010.
- S. Nundloll, L. Mailleret et F. Grogard : The Effect of Partial Crop Harvest on Biological Pest Control. *Rocky Mountain Journal of Mathematics*, 38(5):1633–1661, oct. 2008. URL <https://hal.inria.fr/hal-01090316>.
- S. Nundloll, L. Mailleret et F. Grogard : Influence of Intrapredatory Interferences on Impulsive Biological Control Efficiency. *Bulletin of Mathematical Biology*, 72(8):2113–2138, 2010a. URL <https://hal.inria.fr/hal-00847302>.

-
- S. Nundloll, L. Mailleret et F. Grogard : Two models of interfering predators in impulsive biological control. *Journal of Biological Dynamics*, 4(1):102–114, 2010b. URL <https://hal.inria.fr/hal-00847301>.
- A. Ohtsuki et A. Sasaki : Epidemiology and disease-control under gene-for-gene plant-pathogen interaction. *Journal of Theoretical Biology*, 238:780–794, 2006.
- E. Pachepsky, R. M. Nisbet et W. W. Murdoch : Between discrete and continuous : Consumer-resource dynamics with synchronized reproduction. *Ecology*, 89(1):280–288, jan. 2008.
- K. Paige et T. Whitham : Overcompensation in response to mamalian herbivory : the advantage of being eaten. *The American Naturalist*, 129(3):407–416, 1986.
- G. Palsky : Borges, carrol et la carte au 1/1. *Cybergeog : European Journal of Geography*, 1999. URL <http://cybergeog.revues.org/5233>.
- J. C. Panetta : A mathematical model of periodically pulsed chemotherapy : Tumor recurrence and metastasis in a competitive environment. *Bulletin of Mathematical Biology*, 58(3):425–447, mai 1996.
- D. Panja : Effects of fluctuations on propagating fronts. *Physics Reports*, 393:87–174, 2004.
- J. Papaix, O. David, C. Lannou et H. Monod : Dynamics of adaptation in spatially heterogeneous metapopulations. *PLoS One*, 8(e54697), 2013.
- G. Parker et R. Stuart : Animal behavior as a strategy optimizer : evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds. *American Naturalist*, 110:1055–1076, 1976.
- P. Parolin, C. Bresch, C. Poncet et N. Desneux : Introducing the term ‘biocontrol plants’ for integrated pest management. *Scientia Agricola*, 71(1):77–80, 2014.
- P. Parolin, C. Bresch, C. Poncet et N. Desneux : Functional characteristics of secondary plants for increased pest management. *International Journal of Pest Management*, 58(4):369–377, 2012. ISSN 0967-0874. URL <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/09670874.2012.734869>. IF : 0.962.
- K. Parvinen : Evolutionary suicide. *Acta Biotheoretica*, 53:241–264, 2005.
- N. Perrin et R. M. Sibly : Dynamic-models of energy allocation and investment. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24:379–410, 1993.
- D. Pink et I. Puddephat : Deployment of control resistance genes by plant transformation – a ‘mix and match’ approach. *Trends in Plant Science*, 4(2):1385–1399, 1999.
- J. Pizzol, A. Gauthier, D. Nammour et L. Mailleret : Optimization of *Neoseiulus cucumeris* (odemens) releases against thrips, *Frankliniella occidentalis* (pergande) in rose greenhouses. In D. Castañé, C. & Perdakis, éd. : *IOBC/WPRS Bulletin*, vol. 49, p. 195–200, Chania, Greece, 6 – 11 September 2009. IOBC/WPRS Working Group : Integrated control in protected crops, Mediterranean climate.
- K. Poveda, M. Jimenez et A. Kessler : The enemy as ally : herbivore-induced increase in crop yield. *Ecological Applications*, 20:1787–1793, 2010.
- R. Prasad et W. Snyder : Polyphagy complicates conservation biological control that targets generalist predators. *Journal of Applied Ecology*, 43:343–352, 2006.
- H. Rajakaruna, A. Potapov et M. Lewis : Impact of stochastic in immigration and reintroduction on colonizing and extirpating populations. *Theoretical Population Biology*, 85:38–48, 2013.
- P. Ramakers : Manipulation of phytoseiid thrips predators in the absence of thrips. *IOBC/WPRS Bull*, 13:169–172, 1990.
- V. Ravigné, V. Lemesle, A. Walter, L. Mailleret et F. Hamelin : Mate limitation in fungal plant parasites can lead to cyclic epidemics in perennial host populations. *Bulletin of Mathematical Biology*, 79(3):430–447, 2017.
- W. E. Ricker : Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 11:559–623, 1954.
- B. Robison, B. Seibel et J. Drazen : Deep-sea octopus (graneledone boreopacifica) conducts the longest-known egg-brooding period of any animal. *Plos ONE*, 9(7):e103437, 2014.
- L. Roques : *Modèles de réaction-diffusion pour l’écologie spatiale*. Quae, 2013.
- L. Roques, J. Garnier, F. Hamel et K. K. Klein : Allee effect promotes diversity in traveling waves of colonization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(23):8828–8833, 2012.
- E. Rousseau : *Dérive génétique et contournement des résistances par les virus de plantes*. Thèse de doctorat, STIC Université Nice Sophia Antipolis, 2016.
- E. Rousseau, B. Moury, L. Mailleret, R. Senoussi, A. Palloix, V. Simon, S. Valière, F. Grogard et F. F. : Estimating virus effective population size and selection without neutral markers. *Plos Pathogens*, To appear.
- S. Ruan, A. Ardito, P. Ricciardi et D. DeAngelis : Coexistence in competition models with density-dependent mortality. *Comptes Rendus Biologie*, 330:845–854, 2007.
- S. Sacristán et F. García-Arenal : The evolution of virulence and pathogenicity in plant pathogen populations.

- Molecular Plant Pathology*, 9(3):369–384, 2008.
- M. Schaefer : Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin*, 1(2):23–56, 1954.
- M. W. Shaw : Seasonally induced chaotic dynamics and their implications in models of plant disease. *Plant Pathology*, 43(5):790–801, 1994.
- M. W. Shaw : The population dynamical consequences of density-dependence in fungal plant pathogens. *British Mycological Society Symposia Series*, 27:53–65, 2008.
- D. Simberloff : The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2009.
- J. Sinclair et S. Arnott : Relative importance of colonist quantity, quality, and arrival frequency to the extinction of two zooplankton species. *Oecologia*, in press, 2017.
- J. Sinclair et S. Arnott : Strength in size not numbers : propagule size more important than number in sexually reproducing populations. *Biological Invasions*, 18(2):497–505, 2016.
- A. Singh et R. M. Nisbet : Semi-discrete host-parasitoid models. *Journal Of Theoretical Biology*, 247(4):733–742, août 2007.
- M. Sisteron, Y. Carrière, T. Dennehy et T. B.E. : Evolution of resistance to transgenic crops : interactions between insect movement and field distribution. *Journal of Economic Entomology*, 98:1751–1752, 2005.
- G. Skalski et J. F. Gilliam : Functional responses with predator interference : viable alternatives to holling type II model. *Ecology*, 82:3083–3092, 2001.
- R. J. Sommerhalder, B. McDonald, F. Mascher et J. Zhan : Effect of hosts on competition among clones and evidence of differential selection between patho- genic and saprophytic phases in experimental populations of the wheat pathogen *phaeosphaeria nodorum*. *BMC Evolutionary Biology*, 11(188), 2011.
- P. D. N. Srinivasu, B. S. R. V. Prasad et M. Venkatesulu : Biological control through provision of additional food to predators : A theoretical study. *Theoretical Population Biology*, 72(1):111–120, août 2007.
- P. Stary : Alternative host and parasitoid in first method in aphid pest management in glasshouses. *Journal of Applied Entomology*, 116:187–191, 1993.
- A. Stéphanou et V. Volpert : Hybrid modelling in biology : a classification review. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 11(1):37–48, 2016.
- C. R. Stieha, K. C. Abbott et K. Poveda : The effects of plant compensatory regrowth and induced resistance on herbivore population dynamics. *The American Naturalist*, 187-2:167–181, 2015.
- A. N. Stokes : On two types of moving front in quasilinear diffusion. *Mathematical Biosciences*, 31:307–315, 1976.
- N. Storer : A spatially explicit model simulating western corn rootworm (coleoptera : Chrysomelidae) adaptation to insect-resistant maize. *Journal of Economic Entomology*, 96:1530–1547, 2003.
- S. Strauss et A. Agrawal : The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(5):179–185, 1999.
- S. Strauss, J. Rudgers, J. Lau et R. Irwin : Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(6), 2002.
- W. Symondson, K. Sunderland et G. M.H. : Can generalist predators be effective biocontrol agents. *Annual Review of Entomology*, 47:561–594, 2000.
- B. Tabashnik, A. Gassmann, D. Crowder et C. Y. : Insect resistance to bt crops : evidence versus theory. *Nature Biotechnology*, 26:199–202, 2008.
- G. Takimoto : Adaptive plasticity in ontogenetic niche shifts stabilizes consumer-resource dynamics. *American Naturalist*, 162(1):93–109, juil. 2003.
- L. Tamisier, E. Rousseau, S. Baraille, G. Nemouchi, M. Szadkowski, L. Mailleret, F. Grognaud, F. Fabre, B. Moury et A. Palloix : Quantitative trait loci in pepper control the effective population size of two rna viruses at inoculation. *Journal of General Virology*, 98(7):1923–1931, 2017.
- H. Tanaka, H. Stone et D. Nelson : Spatial gene drives and pushed genetic waves. *ArXiv*, 2017.
- S. Y. Tang et R. A. Cheke : State-dependent impulsive models of integrated pest management (IPM) strategies and their dynamic consequences. *Journal of Mathematical Biology*, 50(3):257–292, mars 2005.
- S. Y. Tang, Y. N. Xiao, L. S. Chen et R. A. Cheke : Integrated pest management models and their dynamical behaviour. *Bulletin of Mathematical Biology*, 67(1):115–135, jan. 2005.
- S. Tang et R. Cheke : Models for integrated pest control and their biological implications. *Mathematical Biosciences*, 215:115–125, 2008.

-
- M. Teixeira Alves : *Des interactions indirectes entre les proies : modélisation et influence du comportement du prédateur commun*. Thèse de doctorat, Université Nice Sophia Antipolis, 2013.
- M. Teixeira Alves, G. F., V. Calcagno et M. L. : Shared predation : positive effects of predator distraction. *bioRxiv*, 2016.
- A. Terry : A predator-prey model with generic birth and death rates for the predator. *Mathematical Biosciences*, 258:57–66, 2014.
- A. Terry : Predator-prey models with component allee effect for predator reproduction. *Journal of Mathematical Biology*, 71:1325–1352, 2015.
- H. Thieme : *Mathematics in Population Biology*. Princeton University Press, 2003.
- D. L. Trudgill et V. C. Blok : Apomictic, polyphagous root-knot nematodes : exceptionally successful and damaging biotrophic root pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 39:53–77, 2001.
- J. Trumble, D. Kolodny-Hirsh et I. Ting : Plant compensation for arthropod herbivory. *Annual Review of Entomology*, 38:93–119, 1993.
- M. Van Baalen, V. Krivan, P. Van Rijn et M. Sabelis : Alternative food, switching predators, and the persistence of predator-prey systems. *American Naturalist*, 157:512–524, 2001.
- F. van den Berg, N. Bacaer, M. J.A.J., C. Lannou et van den Bosch F. : Periodic host absence can select for both higher or lower parasite transmission rates. *Evolutionary Ecology*, 25(1):121–137, 2011.
- F. van den Berg, C. Gilligan, D. Bailey et van den Bosch F. : Periodicity in host availability does not account for evolutionary branching as observed in many plant pathogens : an application to *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*. *Phytopathology*, 100:1169–1175, 2010.
- F. van den Bosch et C. Gilligan : Measures of durability of resistance. *Phytopathology*, 93:616–625, 2003.
- J. Van Lenteren, éd. *Quality control and production of biological control agents : theory and testing procedures*. CABI Publishing, 2003.
- J. Van Lenteren : The state of commercial biological control : plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *Biocontrol*, 57:1–20, 2012.
- J. van Lenteren, K. Bolckmans, J. Köhl, W. Ravensberg et A. Urbaneja : Biological control using invertebrates and microorganisms : plenty of new opportunities. *Biocontrol*, 2017.
- A. Verdy : Modulation of predator-prey interactions by the allee effect. *Ecological Modelling*, 221:1098–1107, 2010.
- P. Verhulst : Notices sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondance mathématique et physique*, 1838.
- T. L. Vincent et W. J. Grantham : *Nonlinear and optimal control systems*. John Wiley & Sons, Inc. New York, 1997.
- V. Volterra : Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memoria della Reale Accademia Nazionale dei Lincei*, 2:31–113, 1926.
- E. Wajnberg, X. Fauvergue et O. Pons : Patch leaving decision rules and the marginal value theorem : an experimental analysis and a simulation model. *Behavioral Ecology*, 11(6):577, 2000.
- M. Wang, Z. Liu, J. Hui et L. Chen : Impulsive diffusion in a single species model. *Chaos Solitons & Fractals*, 33(4):1213–1219, 2007.
- Wikipedia : Hybrid systems — Wikipedia, the free encyclopedia, 2016. URL https://en.wikipedia.org/wiki/Hybrid_system.
- V. M. Williamson et P. A. Roberts : *Root-knot nematodes*, chap. Mechanisms and genetics of resistance, p. 301–325. CABI Publishing, UK, 2009.
- M. Wittmann, D. Metzler, W. Gabriel et J. Jeshke : Decomposing propagule pressure : the effects of propagule size and propagule frequency on invasion success. *Oikos*, 123(4):441–450, 2014.
- J. C. Wolff, N. J. Gemmell, D. N. Tompkins et D. K. Dowling : Introduction of a male-harming mitochondrial haplotype via 'trojan females' achieves population suppression in fruit flies. *eLife*, 6:e23551, 2017.
- C. Xhaard, B. Fabre, A. Andrieux, P. Gladieux, B. Barrès, P. Frey et F. Halkett : The genetic structure of the plant pathogenic fungus *melampsora larici-populina* on its wild host is extensively impacted by host domestication. *Molecular Ecology*, 20:2739–2755, 2011.
- N. Yamamura, N. Fujita, M. Hayashi, Y. Nakamura et A. Yamauchi : Optimal phenology of annual plants under grazing pressure. *Journal of Theoretical Biology*, 246:530–537, 2007.
- I. Yegorov, G. F., M. L., F. Halkett et P. Bernhard : A dynamic game approach to uninvadable strategies for biotrophic pathogens. submitted.
- H. Zhang, J. J. Jiao et L. S. Chen : Pest management through continuous and impulsive control strategies.

- Biosystems*, 90(2):350–361, sept. 2007.
- L. Zhang, Z. Teng, D. DeAngelis et S. Ruan : Single species models with logistic growth and dissymmetric impulse dispersal. *Mathematical Biosciences*, 241:188–197, 2013.
- S. Zhang et L. S. Chen : A study of predator-prey models with the Beddington-DeAngelis functional response and impulsive effect. *Chaos, Solitons and Fractals*, 27:237–248, 2006.
- Z. Zhang, X. Shuai et K. Wang : Optimal impulsive harvesting policy for single population. *Nonlinear Analysis : real world applications*, 4:639–651, 2003.
- S. Zhou, Y. Liu et G. Wang : The stability of predator-prey systems subject to the allee effect. *Theoretical Population Biology*, 67:23–31, 2005.